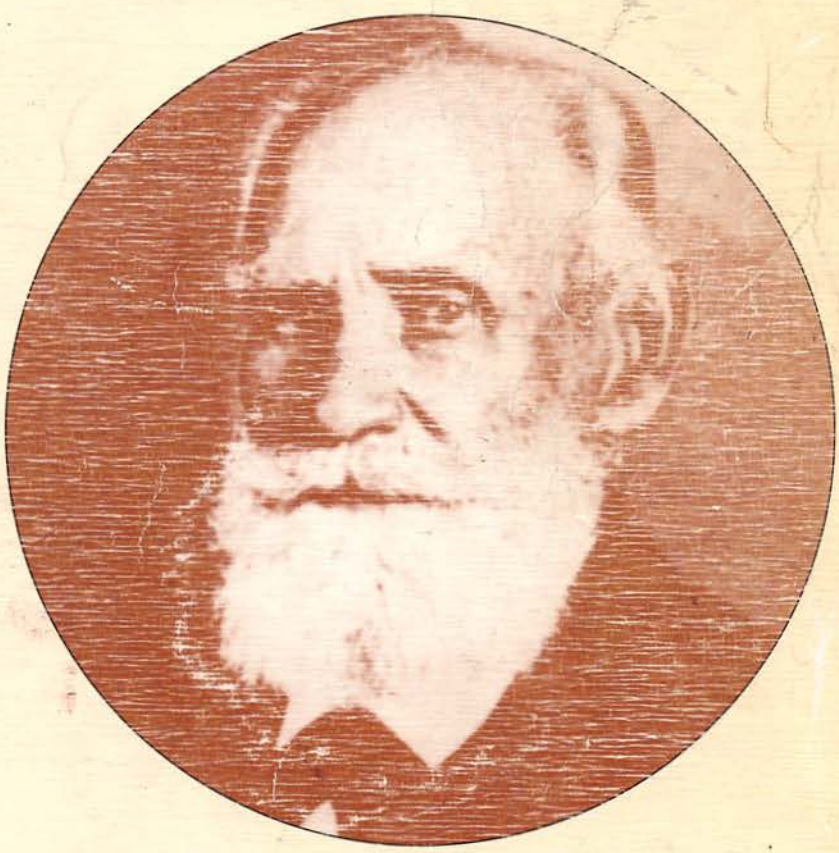
Ivan P. Pavlov

Los reflejos condicionados



Colección: **Raíces de la memoria**

Los reflejos condicionados

Lecciones sobre la función de los grandes hemisferios

Por

Ivan P. PAVLOV

Ivan P. PAVLOV

Los reflejos condicionados

Lecciones sobre la función de los grandes hemisferios

Prólogo a la presente edición por
José M. Rodríguez Delgado

Prólogo a la primera edición por
Gregorio Marañón

39974

BIBLIOTECAS Y ACERVOS DOCUMENTALES DEL C.U.C.S.H.

EDICIONES MORATA, S. L.
Fundada por Javier Morata, Editor, en 1920
C/ Mejía Lequerica, 12
28004 - MADRID

Primera edición: 1929 (de la segunda edición rusa)
Reimpresión: 1997

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, ni su tratamiento informático, ni la transmisión de ninguna forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del Copyright.

Adquisición 39974
Fecha 02/2000
Procedencia F91 99-1
Clasificación 158.423 AV
ej. 2

© EDICIONES MORATA, S. L., 1997
Mejía Lequerica, 12. 28004 - Madrid

Derechos reservados
Depósito Legal: M-2.833-1997
ISBN: 84-7112-415-7

Compuesto por: Ángel Gallardo
Printed in Spain - Impreso en España
Imprime: LAVEL. Humanes (Madrid)

158.423
L 8

CONTENIDO

Páginas

Prólogo a la presente edición: "Trascendencia de Pavlov", por el Prof. J. M. Rodríguez Delgado XIII

Carta-prólogo del autor a la primera edición española XVII

Prólogo del Dr. G. Marañón XIX

Prefacio a la primera edición rusa XXV

Prólogo a la segunda edición rusa XXVII

LECCIÓN 1: Fundamento e historia de los principales métodos de investigación de la función de los hemisferios cerebrales.—Concepto de reflejo.—Variedad de reflejos.—Reflejo *señal* como característica fisiológica fundamental de los hemisferios 1

LECCIÓN 2: Métodos de investigación objetiva de la función de los hemisferios cerebrales.—Respuesta a las señales como acción refleja.—Reflejos condicionados y no condicionados o absolutos.—Condiciones necesarias para el desenvolvimiento de los reflejos condicionados 17

LECCIÓN 3: Formación de los reflejos condicionados por medio de estímulos condicionados y directos.—Agentes que pueden ser utilizados como estímulos condicionados.—Inhibición de los reflejos condicionados.—Inhibición externa 33

LECCIÓN 4: Inhibición interna de los reflejos condicionados. *a*) Extinción 49

LECCIÓN 5: Inhibición interna. (*Continuación.*) *b*) Inhibición condicionada 70

LECCIÓN 6: Inhibición interna. (*Continuación.*) *c*) Retardo 90

LECCIÓN 7: Actividad analítica y sintética de los hemisferios cerebrales: *a*) Carácter generalizador de los estímulos condicionados.—*b*) Inhibición diferencial 112

LECCIÓN 8: Actividad analítica y sintética de los hemisferios cerebrales (*continuación*).—*c*) Ejemplos de actividad analítica.—*d*) Síntesis y análisis de estímulos complejos simultáneos.—*e*) Síntesis y análisis de estímulos complejos y sucesivos 134

LECCIÓN 9: Irradiación y concentración de los procesos nerviosos en la corteza cerebral: *a*) La irradiación y concentración de la inhibición en un analizador aislado 155

LECCIÓN 10: Irradiación y concentración de los procesos nerviosos en la corteza de los hemisferios cerebrales: *b*) Irradiación y concentración del proceso de inhibición sobre toda la corteza cerebral.—*c*) Irradiación y concentración del proceso de excitación 172

LECCIÓN 11: Inducción mutua de los procesos de excitación e inhibición: *a*) Fase positiva de la inducción.—*b*) Fase negativa de la inducción 193

LECCIÓN 12: Combinación de los procesos nerviosos de irradiación y concentración con los fenómenos de inducción mutua 209

LECCIÓN 13: La corteza como mosaico de funciones: *a*) Ejemplos del carácter de mosaico de la corteza cerebral y del modo como este carácter es adquirido.—*b*) Variabilidad de las propiedades fisiológicas de los diferentes puntos de la corteza cerebral en algunos casos y estabilidad en otros.—La corteza como una unidad compleja dinámica 225

LECCIÓN 14: El desenvolvimiento de la inhibición en la corteza cerebral bajo la influencia de los estímulos condicionados. 241

LECCIÓN 15: Inhibición interna y sueño como procesos semejantes en relación a su mecanismo íntimo 258

LECCIÓN 16: Fases de transición entre el estado de vigilia y el de sueño completo. Fases hipnóticas 274

LECCIÓN 17: Los diferentes tipos de sistema nervioso. Alteraciones patológicas de la corteza cerebral, resultantes de interferencias funcionales 293

LECCIÓN 18: Alteraciones patológicas de la corteza cerebral como resultado de lesiones funcionales (*continuación*) 312

LECCIÓN 19: Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral como resultado de lesiones quirúrgicas: *a*) Perturbaciones generales de la actividad cortical.—*b*) Perturbaciones del analizador acústico 331

LECCIÓN 20: Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral, resultantes de lesiones quirúrgicas (*continuación*).— *c*) En el analizador visual.—*d*) En el analizador táctil cutáneo.—*e*) Después de la extirpación de los lóbulos frontales.—*f*) En el analizador térmico cutáneo.—*g*) Después de la extirpación del *gyrus piriformis*.—*h*) En el analizador motor..... 352

LECCIÓN 21: Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral, resultantes de intervenciones quirúrgicas (*continuación*). Intentos para relacionar la conducta general post-operatoria del animal con las perturbaciones en la actividad de los analizadores individuales 373

LECCIÓN 22: Las características generales de las presentes investigaciones y sus dificultades especiales.—Descubrimiento de ciertos errores que necesitan la modificación de interpretaciones algo prematuras 389

LECCIÓN 23: Aplicación al hombre de los datos experimentales obtenidos en los animales..... 409

Bibliografía..... 427

Índice alfabético 433

Propósito de la colección

Raíces de la memoria

El propósito fundamental de la colección *Raíces de la memoria* es recuperar para los lectores y lectoras unos textos representativos en el mundo de la educación y la cultura que, en estos momentos, eran de difícil localización.

Las obras que integran esta colección están consideradas parte muy valiosa de nuestra memoria colectiva. Por eso aparecen citadas continuamente por autores y autoras actuales y constituyen la base de una buena parte de las teorías contemporáneas.

Explicar el presente obliga al rastreo de las raíces. Sólidas raíces son el augurio de fértiles desarrollos posteriores. Utilizando un pensamiento de Jorge Luis Borges, «La historia no es un frígido museo; es la trampa secreta de la que estamos hechos, el tiempo. En el hoy están los ayeres". Algo que también supo expresar literariamente Bernardo de Chartres, en el siglo XII, y que condensa la filosofía de esta colección, al afirmar que "*nos esse quasi nanos, gigantium humeris insidentes, ut possimus plura eis et remotiora videre, non utique proprii visus acumine, aut eminentia corporis, sed quia in altum subvehimur et extollimur magnitudine gigantea*" ("nosotros somos como enanos encabalgados sobre los hombros de gigantes y así podemos ver más cosas y más lejos que ellos, pero no por tener la vista más penetrante o poseer más alta estatura, sino porque el gran tamaño de los gigantes nos eleva y sostiene a una cierta altura").

La edición de estas obras se está efectuando con gran cuidado. Para evitar pérdidas y distorsiones del texto primitivo, o posibles errores producidos en sus ediciones anteriores, se revisa la edición primitiva cotejándola, siempre que es posible, con la obra en su idioma original.

PRÓLOGO A LA EDICIÓN
DE *LOS REFLEJOS CONDICIONADOS*
EN LA COLECCIÓN "RAÍCES DE LA MEMORIA"

Trascendencia de Pavlov

Por José M. Rodríguez Delgado
Director del Centro de Estudios Neurobiológicos

Cuando en 1929 se publica en España la traducción de las lecciones que PAVLOV había dado en San Petersburgo, el prólogo estaba escrito por Gregorio Marañón que ensalzaba la importancia científica y médica de la obra del gran fisiólogo ruso y la necesidad de que en España se fomentara la investigación biológica.

Encontrándonos ahora en plena «Década del Cerebro» habría sido irreverente y pretencioso el publicar una edición corregida y aumentada sobre *Los reflejos condicionados*, y la decisión de Ediciones Morata de volver a publicar la obra original de PAVLOV está más que justificada ya que en ella encontramos el rigor experimental y las enseñanzas que deben ser acicate y guía para los jóvenes españoles que empiezan a investigar.

PAVLOV nació el 26 de septiembre de 1849, empezó a estudiar teología, pero se interesó más por la medicina graduándose en 1879 en San Petersburgo y casándose en 1881 con una bella estudiante de pedagogía, que era amiga de Dostoyevski. Durante 1884-1886 marchó a Alemania estudiando fisiología cardiovascular con Carl Ludwig y fisiología gastrointestinal con Rudolf Heidenhein. En 1890 fue nombrado Profesor de Fisiología de la "Imperial Medical Academy" donde continuó hasta el año 1924. Durante su estancia con el Profesor Heidenhein diseñó la preparación del pequeño estómago aislado del órgano principal pero

conservando su inervación, lo que le permitió estudiar las funciones gástricas en el perro despierto. Estos estudios de la secreción digestiva le valieron el Premio Nobel de Fisiología en el año 1904 e iniciaron su interés por los reflejos condicionados en el perro, desde aproximadamente 1898 hasta 1930, cuando empezó a aplicar las leyes biológicas del condicionamiento a la explicación y tratamiento de las psicosis humanas. Según PAVLOV la inhibición excesiva que caracteriza a los psicóticos, es un mecanismo protector para evitar los estímulos externos que previamente habían causado demasiada excitación.

PAVLOV es conocido mundialmente por sus clásicos experimentos de reflejos condicionados: Un perro puede ser entrenado a salivar al oír el sonido de una campana previamente asociado con la visión de alimento. La trascendencia de este hecho tiene importantes aplicaciones en fisiología, medicina, pedagogía, filosofía y en general en la comprensión de muchas actividades humanas. Citando el propio libro de PAVLOV: "Las diferentes clases de hábitos basados en la disciplina, aprendizaje y educación, no son más sino una larga cadena de reflejos condicionados". La misma existencia del amor ha sido relacionada con el establecimiento de un reflejo condicionado que la persona amada induce en la otra persona que, apoyándose en experiencias previas, espera recibir estímulos placenteros. PAVLOV muere a consecuencia de una pulmonía el 27 de febrero de 1936, pero su obra científica continúa viva en la realidad de muchos investigadores que hoy día siguen percibiendo el estímulo de sus descubrimientos y de su personalidad.

Los escritos y la obra científica de PAVLOV son admirables y trascendentes, pero aún más mérito tiene su personalidad y su fortaleza espiritual: PAVLOV nunca entró en los problemas políticos de Rusia, pero dejó muy claro que se oponía a los procedimientos dictatoriales del régimen soviético. En 1922, descorazonado por los acontecimientos de su país, pidió permiso a Lenin para llevar su Laboratorio al extranjero. El permiso fue denegado y, a cambio, Lenin le ofreció raciones alimenticias especiales considerándole Comunista Honorario, algo que PAVLOV se negó a aceptar mientras sus colaboradores siguieran teniendo escasez alimenticia. En 1923, al volver de su primera visita a los Estados Unidos, denunció públicamente el Comunismo y las bases falsas

del Internacionalismo diciendo: "La clase de experimento social que ustedes están realizando no merece ni siquiera el sacrificio de un anca de rana". En 1924, cuando los hijos de los pastores protestantes fueron expulsados de la Academia Médica Militar de Leningrado, PAVLOV renunció a su Cátedra de Fisiología diciendo: "Yo también soy el hijo de un Pastor y si echáis a los otros, yo también me voy". En 1927, en la Academia de Ciencias, disgustado porque su voto fue el único en contra de la recomendación de "Profesores Rojos", escribió una carta de protesta a Stalin diciendo: "En relación con lo que se está haciendo con los inteligentes rusos: desmoralizándolos, aniquilándolos, depravándolos, me avergüenzo de ser llamado ruso". Hacia el final de los años 1920, como un gesto anti-comunista, negó la entrada en su Laboratorio a Bukharin, el Comisario Comunista de Educación, a pesar de que la mayoría de los fondos de investigación provenían de Bukharin.

El gran éxito profesional y personal de PAVLOV se basa en varios hechos: su formación teológica inicial que le dio solidez de pensamiento compatible con flexibilidad intelectual; gran habilidad quirúrgica, que le permitía canular la arteria femoral de un perro despierto sin hacerle daño; fiabilidad y veracidad en sus experimentos, aunque parecieran estar en contra de la creencia habitual; formación parcial en laboratorios fuera de su propio país; gran apoyo de su mujer (en su casa, en sus pensamientos, en sus actividades, en su vida) a la que quería entrañablemente; puntualidad extrema en su labor; honradez profesional en su trabajo, con sus colaboradores y con su país.

La lectura de *Los reflejos condicionados*, escrita por PAVLOV, constituye una inspiración, una enseñanza y un ejemplo de gran trascendencia, tanto para investigadores científicos como para el gran público en general.

José M. RODRÍGUEZ DELGADO

PRÓLOGO DEL AUTOR

para la edición española de sus LECCIONES SOBRE LA FUNCIÓN DE LOS GRANDES HEMISFERIOS

Я очень радъ появленію моихъ „лекцій о работѣ большихъ полушарій" на испанскомъ языкѣ. Если для спеціалистовъ (физіологовъ, врачей, психологовъ и педагоговъ) предметъ ихъ доступенъ при помощи того или другого изъ трехъ наиболѣе распространенныхъ европейскихъ языковъ (англійскаго, французскаго и нѣмецкаго), то испанскій обезпечиваетъ знакомство съ нимъ огромной массы образованной публики, располагающей исключительно или преимущественно испанскимъ языкомъ. Я могу надѣяться, что въ лекціяхъ затронуты такія стороны предмета, которыя представляютъ уже обще-интеллектуальный и даже въ нѣкоторомъ отношеніи жизненно-практическій интересъ, помимо узко спеціальнаго.

Ленинградъ
Сентябрь 1928. *И. П. Павловъ.*

Me alegro mucho de la publicación de mis «LECCIONES SOBRE LA FUNCIÓN DE LOS GRANDES HEMISFERIOS» en lengua española. Si para los especialistas (fisiólogos, médicos, psicólogos y pedagogos) es asequible ya la materia de dichas LECCIONES mediante una de las tres lenguas europeas más extendidas (inglés, francés y alemán), representará ahora el español la posibilidad de facilitar su conocimiento a una enorme masa de público culto, que dispone, exclusiva o preferentemente, de la lengua española. Creo que las LECCIONES enfocan una parte de la materia de interés general intelectual, desde luego, e incluso, desde cierto punto de vista, de interés práctico vital y a la vez estrictamente especializado.

I. P. PAVLOV.

Leningrado, Septiembre 1928.

UN LIBRO DE CIENCIA

POR

G. MARAÑÓN

Si yo me atrevo a escribir unas líneas en la portada del libro de Pavlov, es tan sólo porque deseo llamar la atención de los médicos españoles hacia la obra del gran fisiólogo ruso. Desde luego, las ideas generales sobre los reflejos condicionados están, ya hace años, divulgadas en nuestro medio científico, como en el de todos los países cultos. Pertenecen a aquella categoría de verdades que merced a su propia excelsitud se incorporan al pensamiento universal y circulan de mente en mente, liberadas hasta del nombre de su autor. Cada cual se sirve de ellas como punto de partida del pensamiento; o gracias a ellas interpreta los hechos observados, sin cuidarse de su procedencia. Este es el privilegio — a la vez triste y glorioso — de las grandes concepciones de la inteligencia humana: que terminan por anular a su propio creador.

Pero en este caso, el libro de Pavlov, como técnica de investigación y, más que nada, como ejemplo de la actitud en que debe colocarse el investigador ante la verdad, es de tan admirable enseñanza, que he hecho cuanto he podido porque una traducción española le ponga en manos de los médicos de nuestra lengua. El entusiasmo del editor Sr. Morata se ha prestado a ello a la primera indicación, y merece ser consignado con toda la gratitud de los que se interesan por nuestro auge cultural.

Cuando se observa el rápido desenvolvimiento de la Medicina contemporánea se percibe, con angustia, que tras la brillantez de las conquistas de tipo profesional se debilita el caudal de pura

ciencia que debe alimentarla. La Medicina y los médicos es indudable que ocupan en la sociedad actual un lugar que, por su extensión y por su dignidad externa, alcanzan pocas de las otras actividades colectivas. Tal vez ninguna. No sin razón, por ello, se ha dicho que el médico contemporáneo juega un papel que puede compararse al de los sacerdotes en épocas pretéritas; tanto por su poder como clase, cuanto por la íntima influencia que ejercen en la vida de cada ciudadano. Pero esto que es, repito, verdad, por lo menos en parte, y que muchos médicos pregonan con orgullo, debe ser considerado por nosotros mismos con sincero temor y con escrupulosa crítica.

De una parte, en efecto, el crédito que da la sociedad al médico actual no corresponde a la pura eficacia de nuestros conocimientos. La medicina ha progresado mucho; varias causas de muerte, antes inatacables, han sido vencidas; muchos dolores, inexpugnables en tiempo de nuestros abuelos, se dulcifican hoy con facilidad. Pero, no obstante, cuando leemos esos elogios ditirámbicos de nuestro arte que impresionan a los profanos, debemos pensar lealmente en que, pese a ellos, de cada cien enfermos que acuden a nuestros Hospitales, hay que apartar una proporción elevada de casos que no sabemos curar todavía; que, a lo sumo, aliviamos de una manera artificial y transitoria. Por otra parte, ese encumbramiento del profesional debilita su espíritu de contrición y de crítica, y, por lo tanto, sus posibilidades de progreso.

En suma, el éxito social de la Medicina es, a mi juicio — y en ocasiones recientes he insistido sobre este tema — una causa inmediata de raquitismo en su estructura genuinamente científica. El curar un dolor, el operar brillantemente, tienen una recompensa incitadora para el hombre actual. De una parte, la gratitud del doliente. De otra, la remuneración material, a las veces, espléndida. De otra, en fin, la noble sensación de que se sirve a una gran ciencia empleando métodos que son, por lo común, el fruto de investigaciones rigurosas. Mas el profesional que camina así, como por una senda de flores — con sus espinas, claro es, más o menos agudas — acaba por olvidar que ejerce una ciencia aplicada, muy útil, sin duda, a sus semejantes; pero contribuyendo a su progreso en tan mezquina medida como el que colabora a alumbrarnos, simplemente dando vuelta a la llave de la luz eléctrica.

Los jóvenes actuales, alucinados por la brillantez de la profesión médica, acuden en masa a las Facultades a adquirir una técnica

de curar; y rara vez a contribuir con nuevas aportaciones al descubrimiento de las verdades biológicas. Y, sin embargo, de estas verdades, y sólo de ellas, se alimenta la técnica profesional. Y en cuanto se rompe el equilibrio entre aquéllas y ésta; en cuanto el modo de curar deja de unirse por un hilo de hechos de experimentación o de hipótesis racionales al venero de la ciencia pura, la Medicina cae en la sirte engañosa de la magia. Y el triunfo social continúa — quizá redoblado —; e incluso persiste la aptitud de aliviar, durante algún tiempo, el humano dolor. Pero detrás de todo aquello, la marcha de la verdad se ha paralizado.

Porque la gran dificultad en el progreso de la verdad científica estriba en que sólo se logra, por paradójico que parezca, oponiendo objeciones a la verdad misma. La Naturaleza nos muestra como verdaderos, multitud de fenómenos que tienen sólo la apariencia de la verdad. Al hombre de espíritu no científico le basta con verlos para aceptarlos. Y cree, neciamente, que basta ver y, a lo sumo, tocar, como Santo Tomás, para estar en posesión de un hecho verdadero. Pero sólo con la fe de Santo Tomás, la verdadera fe no existiría. Lo importante es creer sin ver y sin tocar; y, aun más, contra lo que la vista y el tacto nos inducen a creer. El primer hombre de ciencia fué el primero que no creyó en lo que veía, sino que empezó a poner obstáculos a los fenómenos que se producen espontáneamente, para variar las condiciones de su producción y encontrar así, tras la apariencia de la verdad, la verdad verdadera.

Ahora bien; el médico corre alucinado por el ansia de curar. Su propia conciencia le empuja. El dolor humano le reclama ansiosamente. El aplauso del público sanciona sus éxitos. Pero curar, que es siempre tan excelso, puede no ser científico. Es, por el contrario, por razón de todas esas nobles sugestiones, la forma más anticientífica de la apariencia de verdad biológica. Y por ello, cada médico ha de llevar consigo un freno permanente a su generosidad profesional; que es, sencillamente, la crítica científica.

Una crítica científica que sea, como su conciencia permanente; como un control automático de sus actos y de sus pensamientos; y no una aduana que funciona de vez en cuando. Es decir, su conducta científica debe ser como debe ser, éticamente, la conducta de los hombres buenos: que obran bien, por instinto, sin necesidad de consultar, de tiempo en tiempo, la lista de las virtudes y de los pecados para clasificar sus actos con arreglo a ella.

Este tipo de crítica científica, indispensable para el progreso médico, no sólo se adquiere en la investigación, sino también en la lectura profunda de los libros de investigación. Es este un punto que conviene afirmar con denuedo. Sólo es investigador el que investiga. Pero el investigador es sólo «un factor» en el progreso científico. El otro factor es «un fondo» de mentes aptas para la comprensión científica de los hechos, que forman como el ambiente de donde nace el investigador auténtico y donde luego vive propiciamente. De un modo lamentable se ha confundido esta mentalidad científica con la mentalidad técnica. Sin duda, el investigador necesita de la técnica; pero puede incluso no poseerla personalmente y delegarla en otros. En cambio, el técnico puede no ser un científico, como les ocurre a muchos hombres y mujeres, asalariados, de los laboratorios, que hacen, sin espíritu científico, pero con precisión maravillosa, cuantas técnicas de investigación, las más delicadas, se les encomienden. La mayoría de los profesionales médicos son otro ejemplo de esto mismo, ya que pueden poseer una técnica admirable, médica o quirúrgica; pero pueden, a la vez, carecer de todo espíritu científico.

En nuestro país se ha encarecido mucho la necesidad de crear técnicos. Lo importante, se ha dicho — en un sentido general y también en el campo concreto de la Medicina — es que haya gentes capaces de «hacer» bien las cosas. Lo que sobran son los «teóricos», hombres de lectura, sin espíritu de aplicación. Grave error, a mi juicio. Nada se echa tanto de menos en España como los buenos «teóricos», bien imbuídos de espíritu auténtico de ciencia. El «hacer» bien las cosas es siempre lo más fácil. Lo difícil, lo importante, es saber planteárselas y juzgarlas con un espíritu científico, que sólo se adquiere con la cultura. Nuestros profesionales leen bastante; a veces mucho; pero casi exclusivamente las obras «de aplicación», las que pueden llevarles, de un modo inmediato, al ejercicio brillante de la técnica profesional. Mas no aquellas lecturas en que se tratan de un modo teórico los problemas generales de la Biología, o en que se describen las etapas, mentales y técnicas, del descubrimiento de la verdad. Ningún libro de ciencia, tiene el éxito que alcanzan los recetarios, donde se da — o parece que se da — la solución de los problemas, sin necesidad de planteárselos. Y en los consultorios de nuestros hospitales es frecuente ver estudiantes y profesionales que presencian el desfile de los ca-

sos clínicos — problemas biológicos —; y mientras prestan una atención desvaída a las circunstancias de la génesis de la enfermedad, del diagnóstico, de la trascendencia fisiopatológica del caso, sacan apresuradamente el lápiz y el carnet así que oyen formular la receta de la triaca o del específico. Y en la receta, que es donde culmina, en efecto, el interés social de la Medicina, es donde, por lo común, la Medicina pierde su dignidad de ciencia biológica.

En un libro reciente mío, he expuesto mi entusiasmo, antiguo ya, por la obra de PAVLOV. Para mí, la psiquiatría contemporánea — por lo menos en su relación con la psicopatología sexual, que es la que conozco mejor — no ha extraído todavía de esta obra magnífica, de tantos años de paciente labor, proseguida con tenacidad casi milagrosa, a través de tantas vicisitudes sociales, el fruto numeroso de interpretaciones y sugestiones que contiene en su vientre preñado. PAVLOV apunta muchos de ellos. Quizá no los más importantes. Pero no es éste el lugar de discutir este aspecto del problema de los reflejos condicionados. Lo que yo quiero hacer resaltar ahora es la impresión de maravillosa «actitud de expectación científica» en que el gran fisiólogo se coloca, desde el comienzo de su carrera de investigador, frente a los hechos. Su descubrimiento no tiene la apariencia de ese descenso genial de la verdad sobre una mente privilegiada, que tienen otros de los hallazgos que han revolucionado la ciencia humana. Cuando esto ocurre, el lector se siente transportado de admiración; pero, a la vez, rendido ante la imposibilidad de aspirar a un don, reservado sólo a las cumbres aisladas del pensamiento. Por el contrario, cuando la verdad llega, como en esta ocasión, paso tras paso, tomando entre las manos cada realidad y rodeándola de objeciones, hasta lograr que rinda su verdad profunda e inmutable, se experimenta la consoladora impresión de que la victoria sobre el error está dentro de las fuerzas humanas. Fuerzas, es cierto, de calidad excelsa; pero animadas por una virtud que a todos nos es dado poseer: la perseverancia.

Dice CAJAL en su libro *Reglas y consejos sobre la investigación científica* — cuya lectura, repetida ahora, renueva toda nuestra adhesión al venerable y glorioso maestro — que, «casi todos los que desconfían de sus propias fuerzas, ignoran el maravilloso poder de la atención prolongada». Acaso ningún libro humano demuestre la verdad de este pensamiento como las páginas en que PAVLOV refiere la historia y el desarrollo de sus investigaciones.

«Así podríamos haber obrado todos — nos decimos al terminarlas — por el progreso de la Humanidad.»

Pero aunque no podamos; aunque no hayamos podido habiéndolo intentado. Basta con que pensemos que «podríamos», para que nuestra mente médica esté alumbrada por el espíritu científico, que nos aparta, en todo momento, de ese retorno a la magia, donde la verdad se extingue para siempre.

G. MARAÑÓN.

Toledo, Junio, 1929.

PREFACIO A LA EDICIÓN RUSA

En la primavera de 1924 y en la Academia de Medicina Militar, ante un auditorio de médicos y hombres de ciencia, procuré dar en una serie de lecciones una información completa y sistemática de nuestros trabajos sobre la función de los hemisferios cerebrales, trabajo realizado en el curso de veinticinco años aproximadamente. Estas lecciones fueron estenografiadas, con el propósito de publicarlas; pero al examinar las pruebas no me satisfizo mi exposición y decidí modificarla. Este trabajo me ocupó durante año y medio, y en este tiempo se continuaron en los laboratorios, que yo dirijo, las investigaciones sobre el mismo tema.

Resultado de estas nuevas investigaciones ha sido el corregir algo de lo manifestado en mis lecciones; pero, sin embargo, el libro que ahora se publica lo he dejado tal y como estaba escrito anteriormente, con la idea de que dando a luz en posterior y en definitivas lecciones los resultados más modernos, comprenda el lector más claramente la importancia del trabajo que nos ocupa.

En estas lecciones me he limitado a exponer nuestro material experimental, sin referirme para nada a la literatura sobre este asunto. Alguna atención a la literatura sobre la materia hubiese aumentado considerablemente la dificultad de esta labor, ya en sí muy excesiva. Además, mi intención ha sido dar a conocer el problema exactamente bajo el mismo aspecto con que se me ha presentado. Al proceder de otra manera me hubiese encontrado con distintos puntos de vista, con diferente modo de plantear los problemas, y aun de hechos contradictorios, que me hubiesen obligado a salir en defensa de los unos o a hacer la crítica de los otros.

Es indudable que muchas de mis observaciones no han sido

más que la confirmación de hechos establecidos y conocidos por otros autores, pero la cuestión de la prioridad no nos interesa, convencidos, como lo estamos, de que en nuestro campo de acción hay suficiente espacio para todos los que por él se lancen. Además, creemos firmemente que este método de investigación está destinado al éxito más extraordinario en manos de otros investigadores y con nuevas modificaciones.

Sólo nos resta cumplir un deber de gratitud. Damos las más expresivas gracias a todos nuestros colaboradores, que han unido al nuestro su esfuerzo en pro de los móviles perseguidos. Si es cierto que yo he inspirado, dirigido y concentrado nuestro trabajo común, no es menos cierto que por mi parte me he mantenido constantemente bajo la influencia de las observaciones e ideas de mis camaradas. En el mundo de la inteligencia, ante un continuo comercio de ideas, apenas si es posible delimitar lo que pertenece a uno de lo que es propiedad del otro. Por eso cada uno tenga la satisfacción y la alegría de haber colaborado en el resultado común.

12 de julio de 1926.

PREFACIO A LA SEGUNDA EDICIÓN RUSA

LA primera edición de este libro se ha agotado con una rapidez inesperada. Debido a la continua actividad de mis laboratorios, hubiese podido hacer una nueva edición, con algunas aportaciones y cambios, pero, por desgracia, la enfermedad que actualmente me aqueja no me ha permitido cumplir este deseo. Es de esperar que en la tercera edición, si llega a publicarse, encontraré la posibilidad de presentar un trabajo en plena correspondencia con el material suministrado por nuestros laboratorios. En la presente edición sólo se han introducido algunas mejoras técnicas, corregido algunas faltas y erratas de imprenta y añadido una relación completa de los trabajos publicados por mis colaboradores.

Mayo de 1927.

LECCIÓN 1.ª

Fundamento e historia de los principales métodos de investigación de la función de los hemisferios cerebrales.-Concepto de reflejo.-Variedad de reflejos.-Reflejo „señal" como característica fisiológica fundamental de los hemisferios.

NO es posible dejar de asombrarse ante el examen de los hechos que a continuación vamos a considerar. Los hemisferios cerebrales, la porción más elevada del sistema nervioso central, ofrecen por sí mismos un alto desarrollo. Su estructura es extraordinariamente complicada, pues se compone de millares (en el hombre de miles de millones) de celulas; es decir, de centros o lugares de la actividad nerviosa. Estas células de forma, tamaño y disposición muy diferentes, se unen entre sí por medio de innumerables ramificaciones. La consideración de tal complicación estructural hace suponer que posean también funciones altamente complicadas, tanto en el animal como en el hombre. Ante el fisiólogo se abre, pues, un campo ilimitado de amplias investigaciones.

Consideremos ahora al perro, ese camarada y amigo del hombre, desde los tiempos más remotos, y considerémosle en los diferentes papeles que desempeña: perro de caza, de guardería, etc., etc. Nosotros sabemos que la conducta completa de este animal está ligada de modo indubitable a la función de los grandes hemisferios. Si extirpamos en este animal (GOLTZ, y tras de éste otros investigadores) los hemisferios cerebrales, veremos que éste no solamente no servirá para sus habituales menesteres, ya enumerados, sino que tampoco se bastará a sí mismo; con esta operación le hemos hecho un inválido, y sin auxilio extraño, un condenado a muerte. Por tanto, podemos decir que, de una parte por su estructura y de otra por su función, el trabajo de los hemisferios cerebrales es de la mayor importancia.

Pero ¿y en el hombre? Toda su elevada actividad nerviosa depende de la integridad estructural y funcional de los hemisferios cerebrales. Apenas se altera o se destruye la estructura delicada de éstos, el hombre se convierte también en un inválido que no puede vivir libremente entre sus semejantes y tiene que ser aislado.

En asombroso contraste con la alta complejidad funcional de los hemisferios, se encuentra el conocimiento que actualmente tenemos de la fisiología de los mismos.

Hasta el año 1870 no existía una fisiología de los hemisferios cerebrales; éstos eran, en cierto modo, inaccesibles al fisiólogo. En dicho año, por primera vez, Fritsch e Hitzio aplicaron con éxito al estudio del funcionalismo de los hemisferios cerebrales, los acostumbrados métodos fisiológicos de excitación y destrucción. La excitación de sitios determinados de la corteza cerebral da lugar a la presentación de contracciones en ciertos grupos musculares (corteza motora). La extirpación de esas porciones de la corteza cerebral da lugar a la alteración de la actividad normal de los correspondientes grupos musculares.

Poco tiempo después, H. Munk y Ferier demostraron que otras partes de la corteza cerebral, que no evocaban actividad motora al ser estimuladas, merecían diferenciarse por sus funciones. La extirpación de estas áreas conducía a determinados defectos de algunos órganos receptores: ojos, oídos, piel.

Estos hechos han sido sometidos, y se someten actualmente por muchos autores, a las más cuidadosas investigaciones, y a ello se debe que la ciencia se haya enriquecido con numerosos conocimientos, especialmente en lo que se refiere al dominio motriz, habiéndose encontrado importantes aplicaciones en medicina. Pero la parte principal, aquella que se refiere a la complicada conducta del animal, demostrada por extirpación de los hemisferios cerebrales (experimento de Goltz ya citado anteriormente), no ha sido tocada por ningún investigador y no ha entrado en turno en los trabajos fisiológicos; pero, además, ¿qué nos dicen los fisiólogos sobre los datos que poseen referentes a la influencia de los hemisferios cerebrales en la conducta de los animales superiores? ¿Dónde está el esquema general de la más elevada actividad nerviosa? ¿Dónde las leyes generales de esta actividad? Ante tales justificadísimas preguntas, los fisiólogos contemporáneos permanecen, por decirlo así, mudos. ¿Por qué la investigación de un órgano de estructura

tan complicada y de una abundancia tal de funciones, está tan descuidada? Y su estudio, ¿por qué se hace casi como sobre ascuas y no se nos presenta con la ilimitada minuciosidad que se había de esperar?

¿Cuál es el motivo de todo esto? El motivo es muy claro y se limita a que la actividad funcional de los grandes hemisferios no se ha investigado desde el mismo punto de vista que la de los demás órganos del cuerpo, y hasta que la de otras partes del sistema nervioso central. La actividad funcional de los grandes hemisferios cerebrales ha recibido el nombre de *actividad psíquica*, tal como nosotros la concebimos y la sentimos en nosotros mismos y tal como, por analogía, la suponemos en los animales. De aquí que la posición del fisiólogo sea difícil en el más alto grado. Por una parte, el estudio de la actividad funcional de los hemisferios, a semejanza de la de las demás partes del cuerpo, parece ser materia de la fisiología; pero, por otro lado, resulta que es el objeto de una ciencia particular: la psicología. ¿Qué deberá hacer, pues, el fisiólogo? Quizá podría resolver la cuestión diciendo: «Deberá proveerse de vastos conocimientos y emplear los métodos psicológicos y entonces abordar el estudio de la función de los hemisferios». Pero esto envuelve una complicación esencial. La Fisiología, en su análisis de la vida, se apoya sobre ciencias más exactas y perfectas, como son: la Mecánica, la Física y la Química. En el caso de la Psicología sucede todo lo contrario; ésta es una ciencia que no puede alabarse por la perfección de sus métodos, y, por tanto, no puede compararse con la Fisiología; y, además, recientemente, ha surgido una controversia sobre si la Psicología tenía el carácter de ciencia natural y aun el de verdadera ciencia.

Sin entrar, no obstante, en el fondo de la cuestión, voy, sin embargo, a hacer resaltar ciertos hechos externos, aunque, a mi parecer, convincentes en absoluto. Ni los mismos psicólogos han considerado su ciencia como exacta. Un eminente psicólogo americano, Mr. JAMES, dijo no hace mucho tiempo que la Psicología no era una ciencia, sino simplemente una esperanza de ciencia; pero he aquí todavía un fenómeno más contundente, el caso de WUNDT, que, habiendo sido fisiólogo, se convirtió luego en un notable psicólogo y filósofo, y hasta se mostró más tarde como el fundador de la llamada Psicología experimental.

Poco antes de la guerra, en el año 1913, se promovió en Alema-

nia la cuestión de separar en las Universidades la Psicología de la Filosofía; es decir, el establecimiento de dos cátedras diferentes en lugar de una sola. WUNDT se declaró opuesto a esta separación, y se fundamentaba, entre otros motivos, en la imposibilidad de redactar un programa general obligatorio para los exámenes, ya que cada profesor tenía sus especiales puntos de vista sobre lo que era realmente la Psicología. Esto demuestra bien a las claras que la Psicología no llegaba aún a la categoría de verdadera ciencia.

A veces el fisiólogo se ve precisado a acudir a la Psicología. Es de esperar, teniendo en cuenta el actual desarrollo de las ciencias naturales, que no sea la Psicología la que auxilie la investigación fisiológica de los hemisferios cerebrales, sino que, por el contrario, el estudio fisiológico de esos órganos en los animales busque su fundamento en el análisis científico exacto del mundo subjetivo humano. Por consiguiente, debe seguir un camino propio, y éste le ha sido trazado hace mucho tiempo. Hace ya trescientos años, DESCARTES, teniendo en cuenta la actividad de los animales, definió el concepto del acto fundamental del sistema nervioso: *el reflejo*. Toda actividad del organismo es la respuesta o reacción a un estímulo exterior y la conexión entre el órgano que actúa y el agente estimulante se hace por medio de una determinada vía nerviosa. De esta manera el estudio del sistema nervioso de los animales se hace sobre un sólido terreno científico natural. En los siglos XVIII, XIX y XX, los fisiólogos se aprovecharon de esta idea del reflejo, pero la aplicaron sólo al estudio de las secciones inferiores del sistema nervioso central, y gradualmente fueron estudiando otras partes más elevadas, hasta que recientemente MAGNUS, continuando los estudios de SCHERRINGTON sobre los reflejos de la médula espinal, demostró la naturaleza refleja de todas las actividades motrices del organismo animal. De esta manera, la idea del reflejo, con su base experimental, fué aplicada al estudio de la actividad del sistema nervioso central; pero en sus partes más inferiores; sólo recientemente, se ha extendido este concepto del reflejo al estudio de la actividad de la corteza cerebral.

Es de esperar que actos del organismo todavía más complicados, y en los que entre luego un elemento locomotor, actos que hasta ahora reciben denominaciones psicológicas como cólera, miedo y otros semejantes, sean pronto considerados como fruto de la actividad refleja de las partes subcorticales del encéfalo.

Un paso atrevido en la aplicación del concepto de reflejo al estudio de la función de los hemisferios cerebrales, no sólo en los animales, sino también en el hombre, fué dado en el terreno de la fisiología por el fisiólogo ruso I. M. SECHENOF, quien, en un folleto publicado en lengua rusa en el año 1863, bajo el epígrafe «Los reflejos del encéfalo», trataba de presentar la actividad de los grandes hemisferios como una acción refleja; es decir, como *determinada*. Las ideas eran el reflejo en que la parte efectora está inhibida, mientras que los afectos y pasiones eran reflejos reforzados por una extensa irradiación de la excitación. Una tentativa semejante ha sido hecha en nuestra época por CH. RICHET, quien ha establecido el concepto de reflejo psíquico, en el que la reacción a un estímulo dado queda determinada por su combinación con las huellas de anteriores excitaciones en los grandes hemisferios cerebrales. Así, pues, en general, los fisiólogos de estos últimos tiempos tienen tendencia a considerar la más alta actividad nerviosa de los hemisferios, como una asociación de las recientes excitaciones con las huellas de las anteriores (asociación de ideas de J. LOEB, educación, memoria).

Pero todo esto no era más que meras conjeturas. Había llegado el tiempo de una transición al análisis experimental del asunto, análisis que debería ser objetivo como el análisis de cualquier otra rama de las ciencias naturales. Y esta transición fué hecha por el rápido desenvolvimiento de la fisiología comparada, nacida hacía poco tiempo, como resultado directo de la *teoría de la evolución*. Viéndose los fisiologistas forzados a hacer sus investigaciones sobre los animales, se vieron en la necesidad de rehuir los puntos de vista antropomórficos preconcebidos y concentrar toda su atención científica en la comprobación de las relaciones entre el estímulo externo y la respuesta resultante, ya locomotriz, ya de otro género cualquiera. De aquí el desarrollo de la doctrina del *tropismo animal* de LOEB, la introducción de una nueva terminología objetiva para denominar las reacciones en los animales (BEER, BETHE y UEXKÜLL), y de aquí también las investigaciones de los zoólogos utilizando métodos puramente objetivos sobre la conducta de los representantes inferiores del reino animal frente a los estímulos que les llegan del mundo exterior, como el clásico trabajo de JENNINGS.

Bajo la influencia de esta nueva corriente de la biología, y en virtud de la propensión especial de la inteligencia americana hacia la parte práctica de los asuntos, la escuela americana de psicolo-

gía, interesada ya en el estudio comparativo de la psicología, muestra una tendencia especial en someter al análisis experimental la actividad externa de los animales bajo condiciones especiales, ya determinadas de antemano. Como lo más saliente entre las investigaciones sistemáticas de esta especie, justo es citar el trabajo de THORNDYKE: *The animal inteligence* (1898). En estas experiencias se colocó a un animal en una caja, y fuera de ella, pero a su vista, se puso comida. El animal se esforzaba, como es natural, en tomar la comida; pero para esto tenía que abrir la tapa de la caja, que en los distintos ensayos se cerraba de modo diferente. Las cifras y curvas compuestas con estos experimentos muestran con qué rapidez y orden obtenía el animal las diversas soluciones del problema. Todo este proceso se explicaba como el fruto de asociaciones entre los estímulos visuales y táctiles por un lado y el aparato locomotor por otro. Con este método, y con diferentes variantes del mismo, se estudiaron en seguida por muchos autores diferentes cuestiones relacionadas con la facultad de asociación en los animales.

Al mismo tiempo que THORNDYKE, aunque sin tener todavía conocimientos de sus trabajos, me decidí a situarme en la misma posición, respecto a este asunto, a consecuencia de un episodio de laboratorio. Estudiando detalladamente la actividad de las glándulas digestivas, tuve que ocuparme de la llamada secreción psíquica de alguna de dichas glándulas. Tratando de analizar con uno de mis camaradas más profundamente el hecho referido por el patrón universal psicológico; es decir, imaginando lo que el animal pudiera sentir y pensar en aquellas circunstancias, tropecé con un acontecimiento no corriente en el laboratorio, o sea, que no lograba ponerme de acuerdo con mi camarada. Cada uno de nosotros insistía en su respectivo punto de vista, sin encontrar la posibilidad de convencer al otro con auxilio de una experiencia definitiva. Ante esta dualidad de criterio me decidí al examen psicológico del asunto y me lancé a investigarlo de un modo puramente objetivo; es decir, examinando con exactitud qué estímulo se ejerce sobre el animal en un momento dado y, como consecuencia de esto, lo que el animal manifiesta al reaccionar, en mi caso, en calidad de secreción.

Este fué el comienzo de las investigaciones que ahora se continúan desde hace ya veinticinco años, y en las cuales han tomado parte numerosos y muy estimados colaboradores, que unieron a los míos su técnica y sus pensamientos. Hemos atravesado por muchas

vicisitudes y sólo gradualmente hemos profundizado en nuestros análisis y salvado todas las dificultades. Al principio sólo poseíamos hechos separados; pero actualmente el material es tanto, que puede ser ofrecido bajo un aspecto sistemático. De esta manera me encuentro ahora capacitado para exponer una interpretación fisiológica de la actividad de los grandes hemisferios cerebrales que se acerque más a su complejidad real, funcional y estructural, que lo que hasta ahora podían ofrecer los fisiólogos respecto a este asunto.

Con este método de riguroso análisis objetivo trabajan mis laboratorios (habiendo absorbido el esfuerzo de centenares de colaboradores) y los laboratorios de los psicólogos americanos. Por lo que se refiere a los demás laboratorios de fisiología, sólo muy pocos se han consagrado a este asunto en los últimos tiempos, y sus investigaciones, en su mayor parte, no han salido de los límites de las primeras orientaciones del problema.

Entre nosotros y los americanos existe, sin embargo, una diferencia excepcional. Como allí el estudio objetivo se sigue por los psicólogos, es natural que, aunque se ocupen en el estudio de meros hechos externos, no dejarán por eso de pensar como tales psicólogos en lo que se refiere al planteamiento de los problemas, al análisis de los mismos y a la presentación de los resultados. Con la excepción, sin embargo, de un pequeño grupo de analistas funcionales, sus trabajos no pueden ser considerados como de carácter puramente fisiológico. Nosotros, partiendo de la fisiología y conservando constantemente el riguroso punto de vista fisiológico, sintematizamos e investigamos sobre el asunto sólo fisiológicamente.

Ahora pasaremos a la exposición de nuestro material. Dando primeramente el concepto de reflejo en general, el de reflejo específico fisiológico y el concepto de los llamados *instintos*.

Como punto fundamental de partida tomaremos nosotros el concepto de DESCARTES sobre el reflejo. No cabe duda de que este concepto es genuinamente científico, puesto que el fenómeno por él definido se determina de un modo riguroso como sigue: un estímulo externo o interno alcanza un determinado receptor nervioso, dando lugar a un impulso nervioso; este impulso se trasmite, a lo largo de las fibras nerviosas, al sistema nervioso central, y allí, merced a conexiones ya existentes, es elaborado y trasladado al órgano efector, que mostrará su actividad específica, determinada

por la estructura celular específica. De esta manera, un estímulo aparece conexionado a la respuesta definitiva necesariamente como la causa al efecto.

Es absolutamente evidente que toda actividad del organismo se realiza conforme a leyes definidas. Si el animal no estuviese capacitado exactamente para reaccionar adecuadamente a los estímulos del mundo externo, tarde o temprano dejaría de existir. Si el animal, en lugar de dirigirse al alimento se apartara de él, si en lugar de huir del fuego se precipitara a él, etc., etc., de un modo o de otro perecería. Por consiguiente, debe reaccionar adecuadamente ante el mundo exterior para que con toda su responsable actividad quede asegurada su existencia. Lo mismo sucederá exactamente si nos representamos la vida en términos físicos y químicos. Cada sistema material puede subsistir solamente, aisladamente, en tanto que sus fuerzas internas cohesionadas y ligadas entre sí se equilibren, por decirlo así, con las influencias externas entre las que se encuentre. Y lo mismo se refiere este principio a la más simple piedra que a la sustancia química más complicada, y exactamente lo mismo podemos imaginarnos en cuanto al organismo de los animales. Como sistema material circunscrito y definido, sólo puede subsistir en tanto sus actividades se equilibren con las excitaciones que le vengan del mundo exterior.

Apenas este equilibrio se quebrante seriamente dejará de existir como tal sistema. Los reflejos son los elementos de esta adaptación o equilibrio constante. Los fisiólogos han estudiado y estudian actualmente estos reflejos o reacciones numerosas que existen desde el nacimiento de los animales, y que son inherentes a la organización del sistema nervioso.

Los reflejos, del mismo modo que los dispositivos de transmisión del movimiento de las máquinas hechas por la mano del hombre, son de dos clases: positivos y negativos; es decir, excitadores e inhibidores. Ahora bien, el estudio de estos reflejos, por mucho tiempo que lleven ocupados en esto los fisiólogos, está todavía muy alejado de su fin. Continuamente se descubren nuevos mecanismos reflejos. Nosotros ignoramos las propiedades de aquellos órganos reflectores en los que el estímulo efectivo está en el interior mismo del organismo, y los reflejos internos en sí mismos forman como un campo inexplorable. Las vías por las que el impulso nervioso va a los centros son, en su mayor parte, muy poco conocidas, o desco-

nocidas por completo. El mecanismo de los procesos inhibitorios confinados en el sistema nervioso central permanece completamente oscuro.

Conocemos solamente algo de aquellos reflejos inhibitorios que se manifiestan a lo largo de nervios eferentes, del mismo modo que hay poca claridad en lo que se refiere a la combinación y acción mutua de los diferentes reflejos. No obstante, los fisiólogos profundizan cada vez más en el conocimiento de estas actividades funcionales, parecidas en cierto modo, a las de las máquinas, y es de esperar que tarde o temprano las conozcamos por completo.

A los reflejos ordinarios que han sido objeto de iniciación fisiológica y que conciernen más principalmente a las actividades de órganos y tejidos separados, habría que añadir otro grupo de reflejos innatos. Estos tienen lugar en el sistema nervioso y son la reacción inevitable por estímulos perfectamente definidos. Ellos tienen relación con las reacciones del organismo en su totalidad, comprendida la conducta general del animal, reacciones a las que se ha llamado *instintivas*. Por el momento no hay un acuerdo completo en lo que se refiere al parentesco entre estas reacciones y los reflejos, y por lo tanto, discutiremos esta cuestión muy cuidadosamente.

La idea de que las reacciones instintivas son también reflejos se debe al filósofo inglés HERBERT SPENCER. Posteriormente, tanto zoólogos como fisiólogos, y algunos de los que se ocupan del estudio de la psicología comparada, han aducido no pocas pruebas de que las ideas de SPENCER eran efectivamente ciertas, y voy a añadir en seguida algunos argumentos para probar que no hay ni un solo carácter esencial que diferencie los reflejos de los instintos. Ante todo, existe una transición imperceptible entre los reflejos y los instintos. Pongamos el ejemplo de un polluelo que recién salido del cascarón empieza a picotear cuantas cosas estimulan el órgano de su visión, ya sea efectivamente un objeto real o una simple mancha de la superficie en que se encuentra. ¿En qué se diferencia esto de la inclinación de la cabeza y de la oclusión de los párpados cuando se pasa algo rápidamente ante su vista? A esto último lo llamamos *reflejo defensivo* y a lo primero *instinto alimenticio*, aun cuando en el acto de picar no hay nada más que una inclinación de la cabeza y un movimiento del pico.

Se ha dicho que los instintos son, comparativamente, más

complejos que los reflejos. Pero es que hay, en realidad, reflejos extraordinariamente complicados que, sin embargo, nadie los considera como instintos. Consideremos, por ejemplo, el simple acto del vómito. Este es un acto muy complejo, y, para que tenga lugar, se necesita la coordinación de un gran número de músculos, tanto lisos como estriados, que ocupan un gran espacio y que de ordinario se utilizan para funciones del organismo completamente diferentes, tomando parte también actividades secretorias de multitud de glándulas de funciones de ordinario muy diferentes.

También se ha supuesto que una gran serie de acciones consideradas como de carácter instintivo, presentan cierto contraste con los reflejos que han sido considerados como de mecanismo más sencillo. Tomemos como ejemplo la construcción de un nido o, en general, la de una vivienda de animales. En este ejemplo nos encontramos ante una larga cadena de actos: la busca y acarreo de materiales, su acumulación y su fijación. Si se considera esto como un reflejo, es preciso admitir que, el final de un reflejo es el origen del siguiente; es decir, que se trata, en realidad, de una concatenación de reflejos. Pero esta concatenación de actividades, no es peculiar sólo al instinto. Conocemos también muchos reflejos que se unen igualmente en cadena. Tomemos el siguiente caso: excitemos cualquier nervio aferente, por ejemplo, el nervio isquiático, y obtenemos en seguida una elevación refleja de la presión sanguínea. Este es el primer reflejo. La elevación de la presión en el interior del ventrículo izquierdo y en la primera porción de la aorta, aparece como el instigador del reflejo siguiente; pues al estimularse, por ese mecanismo, el nervio depresor del corazón, provoca un efecto inhibidor que modera la acción del primer reflejo. Consideremos el reflejo concatenado descubierto recientemente por Magnus. Un gato privado de sus hemisferios cerebrales y arrojado desde una altura, cae de pie en la mayoría de los casos. ¿En qué consiste esto? Cuando la posición del aparato otolítico del oído interno es alterada en el espacio, se evoca un reflejo que da lugar a la contracción de los músculos de la nuca, que pone la cabeza del animal en posición normal al horizonte. Este es el primer reflejo. El objeto de este reflejo es, pues, poner en erección el cuello, y este acto, a su vez, es el instigador de un segundo reflejo, que da lugar a la contracción de determinados músculos del tronco y a colocar el cuerpo del animal en la posición normal de pie.

Se ha tomado en consideración, además, la siguiente, aparente diferencia entre los reflejos y los instintos. Estos últimos dependen, frecuentemente, de determinados estados internos del organismo. Por ejemplo: un ave sólo construye nidos cuando se acerca la época de traer al mundo nuevas crías. Un caso más sencillo: cuando un animal está ahito, no le llama la atención el resto de la comida, y abandona, indiferente, el sitio donde ella se encuentra. Y esto mismo se refiere también al instinto sexual, que está ligado tanto a la situación de crecimiento del organismo, cuanto al estado de las propias glándulas sexuales. En este caso, juegan un papel importantísimo los productos hormonales de secreción de las glándulas de secreción interna. Pero esta dependencia no puede ser considerada como una propiedad peculiar de los instintos. La intensidad de cualquier reflejo depende, verdaderamente, de la irritabilidad de los centros, propiedad que, a su vez, depende de las características físicoquímicas de la sangre (estímulo automático de los centros) y de la interrelación de los diferentes reflejos.

Por último, también se ha considerado que los reflejos se refieren a la actividad de los órganos aislados, mientras que los instintos están en relación más bien con la actividad total del organismo, sobre todo del sistema locomotor. Pero nosotros sabemos hoy día, gracias a los trabajos de MAGNUS y KLEIN, que, tanto el reposo como la marcha, y, en general, toda la actividad que representa el equilibrio del cuerpo en el espacio, son actos reflejos.

De aquí se deduce que, tanto los reflejos como los instintos, no son más que reacciones inevitables del organismo frente a estímulos externos o internos, y, por consiguiente, no hay necesidad de designarlos con dos términos diferentes. La palabra reflejo tiene nuestra preferencia; pues se le ha dado desde el principio un riguroso sentido científico.

Un conjunto de reflejos constituye la base fundamental de la actividad nerviosa, tanto del hombre como de los animales. Es, por consiguiente, de la mayor importancia el estudio detallado de todos los reflejos fundamentales del organismo. Desgraciadamente, hasta el presente, estamos lejos todavía de poseer un conocimiento acabado de todos los reflejos, muy especialmente de aquéllos a los que se les ha designado con el nombre de instintos. El conocimiento de éstos es muy limitado y fragmentario. Su clasificación en alimenticios, defensivos, sexuales, paternales y sociales, es por completo

inadecuada. En cada uno de estos grupos se encuentran, con frecuencia, reflejos aislados, cuya esencia no la concebimos en absoluto, o la confundimos con otros, y, en realidad, no sabemos apreciar en su justa medida su significación vital. ¡Hasta qué punto está incompleto el conocimiento de este asunto, y cuántos vacíos podemos encontrar en él, puedo hacerlo ostensible con un ejemplo particular.

Con ocasión de algunas de nuestras investigaciones, estuvimos, durante algún tiempo, en una gran perplejidad, sin acertar a encontrar la causa de la peculiar conducta de un animal. Con ocasión de nuestras investigaciones, dimos con un perro en extremo inteligente, que entró en seguida en relaciones de amistad con todos nosotros. A este animal se le sometió a una tarea, al parecer, fácil. Le colocamos sin violencia encima de una mesa, limitando sus movimientos por medio de ligaduras en las patas; en esta posición no se hacía nada más que alimentar al perro con frecuencia y a intervalos de algunos minutos. El animal estaba al principio tranquilo y comía con gusto; pero, a medida que se prolongaba aquella situación, el animal se excitaba cada vez más, se debatía contra todos los obstáculos que le retenían, arañando y mordiendo la mesa sobre la que estaba, y, tras de este incesante trabajo muscular, le sobrevino una disnea con babeo incesante, haciéndose por completo inútil para nuestros trabajos; pues este estado se prolongó varias semanas. Mucho tiempo pasamos sin saber a qué atribuir aquel estado. Rechazamos muchas hipótesis, a pesar de nuestro conocimiento de esta clase de animales, hasta que caímos en la cuenta de que toda aquella extraña conducta del animal era, sencillamente, un reflejo de *liberación*; es decir, que aquel perro no soportaba la limitación de sus movimientos.

Este reflejo fué vencido por otro, por el alimenticio. Comenzamos por darle al perro la totalidad de su comida sobre la mesa. Al principio comía poco, pero en seguida empezó a comer más, hasta que llegó a comerse toda la porción del día, sometiéndose, además, tranquilamente, a nuestras experiencias; el reflejo de liberación estaba contenido o inhibido. El reflejo de liberación es uno de los más importantes que se conocen y es peculiar de todos los seres vivos. Este reflejo, sin embargo, no se menciona de ordinario, es como si no estuviese reglamentado. James no lo incluye entre los reflejos especiales del hombre (instintos). Es evidente que si el

animal no estuviese provisto de esta clase de reflejos, el menor obstáculo le apartaría del ejercicio de la mayor parte de sus actividades o funciones. Se sabe que ciertos animales tienen tan exaltado este reflejo de liberación, que si se les priva de libertad decaen y mueren.

Veamos otro ejemplo de reflejo que ha sido casi despreciado y al que yo llamo *reflejo de investigación*, y que debe ser considerado como un reflejo fundamental. Tanto el hombre como los animales, a la menor alteración del medio que les rodea, ponen en acción un reflejo, merced al cual se orienta el receptor adecuado hacia aquella cualidad del medio que les interesa investigar. La significación biológica de este reflejo es inmensa. Si no existiese, la vida de los seres vivos estaría, por decirlo así, pendiente de un hilo en todo momento.

En el hombre este reflejo ha alcanzado un extraordinario desarrollo, estando representado por esa alta capacidad inquisitiva, madre del método científico que nos permite analizar el mundo que nos rodea para orientarnos en él. Menos considerada aún ha sido esa clase de reflejos inhibitorios o negativos (instintos) que son despertados por estímulos de gran intensidad, o por pequeños estímulos, cuando no son habituales. A esta clase de reflejos se refiere, entre otros fenómenos, el llamado *hipnotismo animal*.

De tal modo, esta clase de reacciones nerviosas fundamentales son, tanto en el hombre como en el animal, innatas en forma de reflejos definidos. Debo llamar de nuevo la atención sobre el hecho de que es del mayor interés hacer el cuadro completo y sistemático de estos reflejos, porque todo el resto de la actividad nerviosa del organismo se levanta, como después veremos, sobre la base de estos reflejos.

Pero aun cuando los reflejos descritos representan la condición fundamental para mantener la integridad del organismo en medio de la naturaleza que le rodea, no son suficientes sin embargo, para asegurar una prolongada y normal existencia. Esto lo demuestra la experiencia con el perro al que se extirpan los hemisferios cerebrales. En tal animal los reflejos internos se han anulado, pero todavía persisten en él los reflejos externos. Él es atraído por la comida y repelido por los estímulos perjudiciales, y manifiesta reflejos investigadores, pues al oír un sonido levanta la cabeza y endereza las orejas.

Tampoco ha desaparecido en este animal el reflejo de liberación, pues cuando se le sujeta, se revuelve con violencia. No obstante, tal animal no deja de ser un inválido, que moriría si se le abandonase. Todo esto demuestra que en su actividad nerviosa falta algo muy importante. ¿Qué falta, pues? Es fácil advertir que en este perro los agentes capaces de despertar reflejos han disminuído extraordinariamente, y los que aún subsisten son de carácter muy elemental y de naturaleza muy general. Por consiguiente, el equilibrio dinámico entre el animal y el medio que le rodea, resulta muy simple y elemental en comparación con la exquisita adaptabilidad del animal normal, y de ahí que ese equilibrio resulte por completo inadecuado y de insuficiencia manifiesta.

Consideremos ahora el ejemplo más sencillo con el que empezamos nuestras investigaciones. Cuando penetra en la boca de un animal normal comida o cualquier sustancia repugnante, la saliva se derrama sobre estas sustancias para disolver y transformar químicamente la comida o para diluir la sustancia repugnante y limpiar de ella la boca. Esto es el ejemplo de un reflejo condicionado a las propiedades de la sustancia que se ha puesto en contacto con la boca. Pero aun hay más, pues estas mismas sustancias provocan idéntico efecto, cuando se presentan al animal a distancia, para que no puedan ejercer su acción más que por la vista o el olfato, y la misma reacción se producirá a la vista de la vasija en que se trajeron los alimentos y a la del mozo que de ordinario sirve la comida a los animales y aun a la percepción del ruido de los pasos de ese mozo.

Pues bien; todos estos estímulos, separados y sutilmente especializados, pierden su eficacia para siempre con sólo que se prive al perro de sus hemisferios cerebrales, quedando en este caso solamente como activas las cualidades físicoquímicas de las sustancias ante su contacto con la mucosa de la boca. La utilidad para el organismo del reflejo que estudiamos es evidente. El alimento seco se encuentra inmediatamente con la cantidad de saliva que necesita, y las sustancias repugnantes o dañinas para la mucosa encuentran en la gran cantidad de saliva que las diluye un medio que las hace menos peligrosas, y que, en último término, las repele. Igualmente grande es su importancia cuando evoca el reflejo motor de nutrición, es decir, cuando actúa como estímulo del reflejo de adquisición del alimento.

Veamos un caso de reflejo defensivo. Una fiera poderosa aprovecha como alimento a un animal pequeño y débil. Este animal ha de morir si empieza a defenderse en el preciso momento en que la fiera le toca con sus garras. Otra cosa sucederá si el reflejo de defensa se despierta a la sola vista de la fiera o por el ruido producido por ésta. En este caso el débil animal podrá salvarse, ya huyendo, ya escondiéndose.

¿Cómo, pues, caracterizar en general la diferencia en el dinamismo entre el animal normal y un animal privado de sus hemisferios cerebrales? ¿Cuál es el mecanismo general y la ley de esta distinción?

Es evidente que en circunstancias normales el animal responde, no sólo a los estímulos que por sí mismos pueden producir al animal beneficio o perjuicio, sino también a aquellos agentes físicos o químicos, como las ondas de la luz o del sonido y otros parecidos, que son como las señales de aquellos estímulos provechosos o perjudiciales por sí mismos, como lo demuestran los ejemplos ya indicados. Es evidente que el ruido que produce la fiera y que *señala* al animal débil su presencia, no le mata y destruye, sino las garras y dientes de la fiera misma.

Si bien el *estímulo señal* toma parte en aquellos reflejos, comparativamente simples, que hemos citado como ejemplos, no es, sin embargo, este el punto más importante. La característica esencial de la alta actividad del sistema nervioso central, de la que hemos de ocuparnos, y que en los animales superiores pertenece por entero a los hemisferios, consiste, no en el hecho de que los *estímulos señales* inicien reacciones reflejas en el animal, sino que en condiciones diferentes, estos mismos estímulos pueden iniciar reacciones reflejas, completamente diferentes, e inversamente, la misma reacción puede ser iniciada por diferentes estímulos.

En el ejemplo anteriormente citado, del reflejo salival, la *señal* pudo ser, en un caso, una vasija particular; en otro, otra diferente; en unas circunstancias, un hombre, u otro, en condiciones distintas, pero en todo caso en estricta correspondencia con la vasija en que el perro vió los alimentos o las sustancias repugnantes y el hombre que le acercó y retiró las vasijas. Esto hace evidentemente más preciso el mecanismo por el cual el organismo reacciona ante los estímulos del medio ambiente, llevándolo a la más alta perfección.

El medio que rodea al animal es tan infinitamente complicado y se halla en tan continuo movimiento, que el también complejo sistema animal, debido a su misma complejidad, tiene las mayores probabilidades de ponerse en equilibrio con él. De este modo vemos que la función fundamental y más general de los hemisferios cerebrales, es la de reaccionar a las *señales* presentadas por innumerables estímulos de significación intercambiable.

LECCIÓN 2.ª

Métodos de investigación objetiva de la función de los hemisferios cerebrales. - Respuesta a las señales como acción refleja. - Reflejos condicionados y no condicionados o absolutos. - Condiciones necesarias para el desenvolvimiento de los reflejos condicionados.

En la lección anterior hemos dado cuenta de las razones por las que hemos adoptado para la investigación de las funciones de los hemisferios cerebrales, el método puramente objetivo seguido en las ciencias naturales y seguido también hasta ahora en la investigación de la actividad funcional de las partes más bajas del sistema nervioso, apartándonos de esta manera de las especulaciones fantásticas, por las que se quiere venir en conocimiento de lo que pasa en un animal por el examen subjetivo de lo que pasa en nosotros mismos. Desde este punto de vista, la total actividad nerviosa del animal debe considerarse basada primeramente en reflejos innatos.

Estos reflejos son las conexiones causales regulares entre ciertos estímulos externos definidos, actuando sobre el organismo y sus reacciones necesarias. Tales reflejos innatos son, comparativamente, pocos en número, y los estímulos que los ponen en acción actúan, en general, por sus propiedades físicas y químicas. Los reflejos innatos, por sí mismos, son inadecuados para asegurar la existencia continuada del organismo, especialmente de los animales de organización más complicada, que, privados de su alta actividad nerviosa, se convierten en inválidos, y abandonados a sí mismos, pronto dejan de existir. Las condiciones complicadas de la vida corriente requieren una correlación mucho más detallada y es-

pecializada entre el animal y los agentes que le rodean que la lograda por los reflejos innatos solamente. Esta correlación más precisa puede ser establecida solamente por medio de los hemisferios cerebrales, y yo he encontrado que un gran número de estímulos de todas clases actúa siempre a través de los hemisferios como señales temporales e intercambiables para el número comparativamente menor de agentes de carácter general, que determinan los reflejos innatos, siendo este el medio por el que puede llevarse a cabo el comercio entre el organismo y el medio que le rodea. A esta función o actividad de los hemisferios es a la que hemos dado el nombre de actividad o función *señal*.

Antes de pasar a describir los resultados de nuestras investigaciones es preciso dar cuenta de la parte puramente técnica de los métodos empleados. Es claro que la actividad refleja de cualquier órgano efector puede ser elegida para estas investigaciones, desde el momento en que los estímulos que han de dar lugar al reflejo señal están conexionados con los reflejos innatos. Pero como ya se dijo en la primera lección, el punto de partida de la presente investigación fué el estudio de dos reflejos: el alimenticio y el de defensa; este último representado en la forma más moderada cuando una sustancia repugnante se pone en contacto con la boca del animal. Esto ha sido muy ventajoso para nosotros por muchas razones. En tanto que el reflejo defensivo, por ejemplo, el provocado por una corriente eléctrica aplicada sobre la piel, excita demasiado al animal y lo intranquiliza continuamente y el sexual exige una *mise en scène* especial (esto sin contar con su carácter periódico y su dependencia de la edad), el alimenticio y el de defensa moderado provocados por la entrada en la boca de sustancias desagradables, se nos presentan como actos diarios, sencillos y normales.

En lo esencial, cada uno de estos dos reflejos consiste en dos componentes distintos: uno motor y otro de secreción. Primeramente, el animal muestra una actividad refleja, que le dirige hacia el alimento, lo atrapa con la boca, lo mastica y lo deglute, o, en el caso de las sustancias repugnantes, las atrapa con la boca, pero en seguida las expulsa, alejándolas de sí. En segundo lugar, en ambos casos tiene lugar una abundante secreción de saliva: en el caso de la comida, para actuar física y químicamente sobre el bolo alimenticio, y en el caso de las sustancias repugnantes para diluirlas, rechazarlas y limpiar la boca. En nuestros experimentos nos hemos apro-

vechado especialmente del componente secretor de los reflejos. A la parte motriz de los mismos sólo le hemos prestado atención cuando por algún motivo nos ha parecido necesario. El reflejo secretor presenta a nuestro propósito un gran número de ventajas. Las secreciones se prestan a una medida muy exacta; así, por ejemplo, la intensidad del reflejo de la saliva se puede medir por el número de gotas derramadas o por la cantidad de saliva recogida en cilindros y probetas graduadas. Esta medida sería mucho más difícil de llevar a cabo con el componente motor de los reflejos por su misma especial complejidad. Aun con el uso de instrumentos muy delicados, no seríamos capaces de medir la intensidad de las reacciones y su gradación con la exactitud que lo podemos hacer con el componente secretor. Otro apoyo muy importante en favor del reflejo secretorio es que con éste hay una tendencia menor a interpretarlo en el sentido antropomórfico; esto es, en términos de analogía subjetiva.

Los perros de experimentación son sometidos a una operación previa, que consiste en abocar el conducto salival a la piel. A este fin, la porción terminal del conducto salival se diseca y se libera del tejido de alrededor, y el conducto, junto con la pequeña porción de mucosa que rodea la abertura natural misma, se lleva a través de la incisión para abocarla a la piel del carrillo, en el caso de la glándula parótida, o bajo el mentón en el caso de la glándula submaxilar. El conducto se fija en la nueva posición por medio de unos puntos, que se quitan cuando la herida se ha curado. De esta manera se facilita grandemente la recolección de la saliva. A este fin se ajusta un pequeño embudo de vidrio a la abertura del conducto, y en caso necesario se fija allí por medio de un cemento especial, preparado según la fórmula de MENDELEEFF (colofonia, 50 g.; óxido férrico, 40 g.; cera amarilla de abejas, 25 g.). A continuación podemos proceder de esta manera: adherimos a la piel de la región por donde fluye la saliva una semiesfera de cristal con dos tubitos, el uno dirigido hacia arriba y el otro hacia abajo. Por este último se recoge la saliva, mientras que el tubo superior está unido por medio de una trasmisión de aire a un tubo de vidrio horizontal y graduado, lleno de un líquido coloreado. Cada vez que fluye la saliva y se llena la semiesfera de cristal se provoca el movimiento del líquido coloreado, observándose la intensidad del mismo en la escala graduada. Además, podemos establecer sin dificultad un regis-

tro automático eléctrico del número de gotas, todas ellas del mismo volumen (1).

En cuanto a la técnica general del experimento, es muy importante recordar que nuestras investigaciones se refieren a la alta actividad especializada de la corteza cerebral: un aparato de la mayor complejidad y de la más exquisita sensibilidad, por intermedio del cual el animal es influenciado por innumerables estímulos procedentes del mundo exterior. Cada uno de estos estímulos produce un cierto efecto sobre el animal y puede ya interferir o ya reforzar a cualquier otro estímulo. Es preciso tomar muy cuidadosas precauciones para evitar que las influencias exteriores, con frecuencia caóticas, puedan comprometer el éxito de la investigación. Es evidente que las condiciones experimentales deben ser simplificadas, y que esta simplificación debe consistir en eliminar, en cuanto sea posible, cualquier estímulo exterior que pueda actuar sobre el animal, admitiendo sólo aquellos estímulos que puedan ser controlados por el experimentador. Al comienzo de las investigaciones se pensó que sería suficiente aislar al experimentador y al perro en la cámara de investigación, impidiendo la entrada en ésta de cualquier otra persona. Pero bien pronto se vió que estas precauciones eran por completo insuficientes desde el momento en que el experimentador mismo es una fuente de estímulos de todas clases. Los más pequeños movimientos del experimentador, su respiración, el ruido de ésta, el movimiento de los ojos, etc., son otros tantos estímulos que influyen sobre nuestro animal y que complican los fenómenos que estudiamos, hasta el punto de hacer la interpretación de los fenómenos extremadamente difícil. Con el fin de excluir en lo posible la influencia de la presencia del experimentador colocamos al operador detrás de la puerta, excluyendo así, aunque no por completo, la influencia del mismo. Pero aun esto se mostró insuficiente en laboratorios no preparados especialmente para el estudio de estos particulares reflejos.

En efecto; en el ambiente que rodea al perro tienen lugar perpetuos cambios, multitud de sonidos, la conversación de personas, el ruido de la calle, la trepidación de las paredes de la estancia, las sombras que cruzan por las ventanas, etc., etc., que son otros

(1) En casi todos los experimentos citados en estas lecciones la secreción salival se cuenta en gotas.

tantos estímulos que han de ejercer su acción sobre los hemisferios cerebrales, falseando el resultado de las investigaciones. Para excluir todos estos factores que influyen desfavorablemente sobre el resultado de los experimentos, se construyó un laboratorio especial en el Instituto de Medicina Experimental de Petrogrado, gracias a los recursos facilitados por un hombre de negocios de Moscou, a cuyo amor a la ciencia hay que agradecer este donativo. La primera tarea que nos impusimos fué la protección de los perros para que sobre ellos no ejercieran influencia los estímulos exteriores, para lo cual se rodeó el edificio de una fosa aisladora, empleándose también otros recursos de construcción. Además de tales medidas, ya en el interior del edificio, las habitaciones de trabajo, que son cuatro en cada piso, se encuentran separadas unas de otras por un corredor en forma de cruz. El primer piso y el último, que es donde están las habitaciones de trabajo, se hallan separados por un piso intermedio. Por último, cada habitación de trabajo se halla dividida, por materiales poco conductores del sonido, en dos compartimentos: uno para el animal y otro para el experimentador. Para estimular al animal y para registrar sus respuestas reflejas se usan métodos de trasmisión eléctrica o neumática. Por estos medios se simplificó, en lo posible, toda la parte espectacular de los experimentos, condición esencial para llevar éstos a buen término.

Debemos mencionar todavía otro punto, aun cuando a este respecto los medios a nuestra disposición dejaban algo que desear. Al analizar las complejas influencias externas que actúan sobre el animal, el experimentador debe estar en condiciones de ejercitar un completo control sobre todas las condiciones y circunstancias que se presenten en el curso de cualquier experimento. Debe tener para ello a su disposición una gran cantidad de instrumentos, para que le sea posible operar, ya con un excitador, ya con otro, y hacer con ellos todas las combinaciones requeridas para imitar en lo posible las condiciones naturales de la vida. Pero a menudo nos ha sucedido tener que lamentarnos de la insuficiencia de los instrumentos a nuestra disposición, pues hemos encontrado siempre que los hemisferios cerebrales eran sensibles a más finas gradaciones de estímulo, de las que nosotros podíamos poner en juego.

Es posible que se haga la objeción a nuestros experimentos de que ellos eran anormales y artificiosos. Sin embargo, es extremadamente difícil, en vista de las infinitas variedades de estímulos que

ejercen su acción en circunstancias normales, acertar con uno que sea completamente nuevo en la vida del animal. Además, al tratar de fenómenos de tan vasta complejidad, es absolutamente necesario separar los distintos factores simples y estudiarlos aisladamente o en grupos arbitrarios, para así mantener las unidades individuales del fenómeno bajo nuestro control. Pero es que precisamente las mismas objeciones y las mismas respuestas podemos dar en todo lo que se refiere a la fisiología animal. Por ejemplo: los métodos de vivisección y de estudio aislado de los órganos y tejidos, que hacen también la separación de las diferentes funciones individuales, han sido empleados constantemente como métodos fisiológicos, y podemos decir con toda seguridad que los progresos hechos en fisiología son debidos a la aplicación de tales métodos de control. En nuestros experimentos el animal es colocado bajo un número de condiciones rígidamente definidas y sólo por este método es posible estudiar los reflejos independientemente unos de otros.

Las notas anteriores nos dan una idea de nuestras pretensiones generales y de la parte técnica de nuestros métodos. Me propongo dar a conocer al lector los primeros y más elementales principios de nuestras investigaciones por medio de unas pocas demostraciones.

He aquí el animal preparado tal como acabo de describirlo. Como véis, mientras no obre sobre él un agente especial, su glándula salival permanece inactiva. Si hacemos sonar el metrónomo, la saliva comienza a ser segregada después de nueve segundos, y en el espacio de cuarenta y cinco segundos hemos recogido 11 gotas. La actividad de la glándula salival ha sido puesta en juego por un estímulo sonoro, estímulo que está combinado con el reflejo alimenticio. Junto al componente secretor, el componente motor del reflejo alimenticio es también muy aparente en experimentos de esta clase. En este experimento el perro vuelve la cabeza hacia el sitio que de ordinario se le presenta la comida, y, al mismo tiempo que vuelve la cabeza, se relame con fruición.

Este experimento es un ejemplo de una actividad nerviosa central dependiente de la integridad de los hemisferios cerebrales. Un perro privado de sus hemisferios cerebrales no responde por secreción salival a ningún estímulo de esta clase. Es innegable que el rasgo fundamental de esta actividad es su capacidad *señal*. El sonido del metrónomo es la *señal* para la comida, y el animal reaccio-

na ante esta *señal* de la misma manera que lo haría ante la comida, no habiendo diferencia alguna entre los efectos producidos sobre el animal por el sonido del metrónomo o por la presencia de la comida.

Demostración. — La comida se muestra al animal y la secreción salival comienza después de cinco segundos, recogiéndose 6 gotas en espacio de quince segundos. El efecto es el mismo que con el sonido del metrónomo. Este es otro caso de reflejo *señal*, debido a la actividad de los hemisferios.

Que el efecto de la vista y el olor de la comida no es debido a un reflejo innato, sino que es adquirido en el curso de la vida del animal, fué demostrado por el experimento del Dr. ZITOVICH, realizado en el laboratorio del Profesor VARTUNOV. El Dr. ZITOVICH le quitó a una perra sus cachorros y los alimentó sólo con leche durante largo tiempo. Cuando los cachorros tuvieron varios meses, les hizo una fístula salival para estudiar la secreción de la saliva, y pudo observar que sólo la vista de la leche, pero no de ningún otro alimento, provocaba la secreción salival, por lo que queda demostrado que el alimento por sí mismo, si el animal no le ha ingerido previamente, no es causa de reflejo.

El experimento siguiente nos va servir para demostrar la actividad de la glándula salival como reflejo innato y en contraste con el reflejo *señal*.

Demostración. — Nosotros introducimos comida súbitamente en la boca de un perro, y vemos que la secreción de la saliva comienza uno o dos segundos después. La secreción es originada por las propiedades físicas y químicas de la comida, actuando sobre los receptores de la mucosa de la boca y de la lengua. Esto es un reflejo.

Este experimento, relativamente sencillo, explica cómo un perro privado de sus hemisferios puede morir de hambre, a pesar de estar rodeado de comida, pues sólo comerá cuando ésta se ponga en contacto con la boca o con la lengua. Estos experimentos ponen de manifiesto lo limitados y poco adecuados que son los reflejos innatos, y, por el contrario, la gran importancia de aquellos estímulos que tienen el carácter de *señales*.

Ahora vamos a considerar un asunto de la mayor importancia, cual es la naturaleza del mecanismo de acción del estímulo *señal*, considerando este mecanismo desde un punto de vista puramente fisiológico.

Ya hemos dicho que el reflejo es una reacción inevitable del organismo frente a un estímulo externo y realizada a lo largo de una vía determinada del sistema nervioso. Es evidente que la actividad, despertada por los estímulos *señales*, tiene todos los caracteres de un acto reflejo. En primer lugar, se requiere la existencia de un estímulo externo; en nuestro experimento este estímulo estaba representado por el sonido de un metrónomo. Este sonido era recogido por el aparato auditivo y transmitido su impulso a lo largo del nervio auditivo. En el cerebro el impulso se transmite a los nervios secretores de las glándulas salivales, y, llegando a estas glándulas, la incitan a secreción. Es verdad que en el experimento con el metrónomo transcurre un intervalo de varios segundos entre el comienzo del estímulo y el de la secreción salival, mientras que este intervalo es sólo de uno a dos segundos en el caso de los reflejos innatos. Ese período latente, más largo, fué, sin embargo, debido a condiciones especiales de nuestros experimentos. Hablando en términos generales, se puede decir que los reflejos *señales* se hacen en condiciones naturales casi tan rápidamente como en el caso de los reflejos innatos. En una lección próxima trataremos, con todo detalle, el período latente de la actividad *señal*.

Ya hemos visto que el acto reflejo está caracterizado por una reacción inevitable a un estímulo estrictamente definido y bajo condiciones estrictamente definidas también. Este concepto de reflejo se adapta perfectamente al concepto de actividad *señal*, y la sola diferencia estriba en que, en el caso de la actividad *señal*, la reacción depende de un mayor número de condiciones. Por esto no hay ninguna diferencia fundamental entre los reflejos bien conocidos y la actividad *señal*, teniendo en cuenta que en los reflejos, variaciones en el carácter o fuerza, inhibición o ausencia, pueden ser debidos a cambios definidos en las condiciones del experimento.

Investigaciones perfectas en el sujeto demuestran que los accidentes no toman parte, cualesquiera que sean, en la actividad *señal* de los hemisferios. En el laboratorio especial que yo he descrito, el animal puede ser sometido a una rígida observación experimental durante una o dos horas, sin que se segregue una gota de saliva independientemente del estímulo aplicado por el observador, si bien en los laboratorios corrientes los resultados de los experimentos se alteran cuando, por interferencia, es debida a estímulos extraños que no se pueden evitar.

Teniendo en cuenta todo lo que acabamos de exponer, podemos afirmar que la llamada actividad *señal* y los reflejos son de la misma naturaleza. Existe, sin embargo, otro aspecto de la cuestión que, a primera vista, parece diferenciar los reflejos y la actividad *señal*. La comida, por sus propiedades físicas y químicas, evoca el reflejo salival en el perro desde el nacimiento de éste, mientras que el reflejo *señal* sólo se establece de un modo gradual en el curso de la existencia del animal. Pero ¿puede ser esto considerado como una diferencia fundamental y puede esto ser motivo para rechazar el término reflejo para este nuevo grupo de fenómenos? Ciertamente es un argumento para establecer una distinción definida entre estos dos tipos de actividad refleja y para considerar el reflejo *señal* como un grupo distinto al de los reflejos innatos. Pero esto no invalida en forma alguna el empleo del término *reflejo* para denominar ambas clases de fenómenos, teniendo en cuenta que la distinción no concierne al carácter de la respuesta por parte del organismo, sino solamente al modo de formación del mecanismo reflejo.

Tomemos como ejemplo una instalación telefónica. La comunicación la podemos efectuar de dos maneras. Mi gabinete puede conectarse directamente con el laboratorio por medio de una línea privada, o bien de un modo indirecto por intermedio de la central. Pero el resultado, en ambos casos, es el mismo. La única diferencia estriba en que en el caso de la línea privada existe un cable permanente de unión, mientras que en el otro caso es precisa una conexión preliminar establecida por la central. En un caso, la comunicación es siempre directa; en el otro caso, es preciso una operación adicional hecha por la central. Exactamente lo mismo sucede en los casos que estudiamos. En el reflejo innato la vía es completa y previamente establecida, mientras que en el caso de reflejo señal la vía tiene que ser establecida y completada por los hemisferios cerebrales. De esta manera nos vemos conducidos a considerar el modo de formación del mecanismo reflejo nuevo. Un nuevo reflejo se forma inevitablemente bajo condiciones fisiológicas dadas y con la mayor facilidad, sin que haya que tomar en consideración el estado subjetivo del perro. Con un completo conocimiento de todos los factores que intervienen en el proceso, el nuevo reflejo señal está bajo el control absoluto del experimentador, estando sometido a las mismas leyes de cualquier otro proceso fisiológico, y, por tanto, no hay razón para no considerarlo como

de la misma naturaleza de los que el fisiólogo se ocupa. Yo he llamado a estos reflejos *reflejos condicionados* para distinguirlos de los otros reflejos *no condicionados* o absolutos. El término *condicionado* se emplea cada vez más, y yo creo que su uso está plenamente justificado. Comparados con los reflejos innatos, estos nuevos reflejos dependen de muchas condiciones, tanto en su formación cuanto en el mantenimiento de su actividad fisiológica. Los términos *condicionados* y *no condicionados* pudieran ser reemplazados por otros también justificados. Así, por ejemplo, pudiera retenerse el nombre de *reflejos innatos* para los no condicionados y *reflejos adquiridos* a los condicionados; también a los primeros se les podría llamar *reflejos de la especie* y a los segundos *reflejos del individuo*, puesto que los primeros son comunes a todos los individuos de una misma especie, y, en cambio, los segundos pueden variar de un individuo a otro y también en el mismo animal bajo condiciones diferentes. Por último, también podríamos llamar a los condicionados *reflejos de conducción* y a los no condicionados *reflejos de conexión*.

Teóricamente no hay objeción que hacer a la hipótesis de la formación de nuevas vías nerviosas y nuevas conexiones en los hemisferios cerebrales. Teniendo en cuenta la función especial del sistema nervioso central, que consiste en establecer una correspondencia delicada y complicada entre el organismo y el medio que le rodea, no es de extrañar el esperar encontrar aquí una analogía con lo que ocurre en la técnica experimental diaria, y ver un aparato conector muy desarrollado sobrepuesto a un sistema conductor.

Los fisiólogos nada tendrán que oponer a este modo de enjuiciar cuando ya, tiempo atrás, encontró en fisiología derecho de ciudadanía la palabra *Bahnung*, alemana, que expresa el concepto de camino trillado y la formación de nuevas conexiones. El hecho de la existencia del reflejo condicionado no admite duda actualmente. Nosotros reconocemos su existencia en nosotros mismos y en los animales que nos rodean, y lo que llamamos *educación*, *hábito*, *amaestramiento* y casos parecidos, no son más que el resultado de nuevas conexiones nerviosas establecidas durante la vida postnatal. Hay en los hechos actuales eslabones que conexionan definidos estímulos extraños con sus definidas reacciones respuestas. Yo creo que los reflejos condicionados facilitan la investigación fisiológica de la actividad funcional de los hemisferios cerebrales,

y el fin de las presentes lecciones es dar cuenta de lo que ya se ha realizado en este sentido.

Ahora pasaremos a considerar las condiciones bajo las cuales se establecen los nuevos reflejos condicionados o las nuevas conexiones de las vías nerviosas. El requisito fundamental es que cualquier estímulo externo que sea la *señal* de un reflejo condicionado, se sobreponga a la acción de un estímulo absoluto. En el experimento que yo he elegido, la comida es el estímulo absoluto. Ahora, si al tomar la comida el animal, este momento coincide con la acción de un estímulo neutral que hasta este momento no había tenido relación con la comida, el estímulo neutral adquiere por esta coincidencia las propiedades de desencadenar en el animal la misma reacción que la comida. Esto fué el caso del perro empleado en nuestros experimentos con el metrónomo. En diferentes reacciones, este animal fué estimulado por el sonido del metrónomo, e inmediatamente se le presentaba la comida. Aquí, el estímulo sonido del metrónomo neutral, por sí mismo, se sobrepuso a la acción del reflejo alimenticio innato. Nosotros observamos que, después de varias repeticiones de la combinación del estímulo, el sonido del metrónomo adquirió la propiedad de estimular la secreción salival y de evocar las reacciones motoras características del reflejo alimenticio.

Precisamente lo mismo ocurría con el reflejo de defensa, al introducir una sustancia ácida en la boca del perro. El animal hace movimientos violentos, sobre todo con la cabeza y la lengua; abre la boca y segrega saliva en abundancia. Lo mismo se produce con cualquier agente cuya acción estimulante sobre el animal haya coincidido repetidas veces con la acción del ácido sobre la boca. Así, pues, la primera y fundamental condición para la formación de un reflejo condicionado, es la coincidencia en el momento en que actúa el agente que provoca el reflejo absoluto con la acción del otro agente exterior indiferente.

La segunda condición fundamental en la formación del reflejo condicionado, es que la acción del agente indiferente preceda un poco a la acción del excitador absoluto. Si hiciéramos lo contrario, el reflejo condicionado no se formaría; el Dr. A. H. Krestobnikof realizó estos experimentos con diferentes modificaciones, si bien los efectos fueron siempre los mismos. He aquí algunos de sus resultados.

En uno de los casos hizo 427 aplicaciones de aroma de vainilla combinada, a la introducción de ácido en la boca del perro; pero el ácido se hizo preceder al aroma de vainilla por espacio de cinco a diez segundos. El olor de vainilla no adquirió las propiedades de estímulo condicionado. Por el contrario, en otros experimentos en que el orden de los estímulos fué invertido, el aroma, que en este caso fué de acetato de amilo, adquirió las condiciones de estímulo condicionado, después de unas 20 combinaciones. Con otro perro, un fuerte timbre eléctrico, que se hacía sonar cinco o diez segundos después de comenzada la comida, no se hizo excitador condicionado del reflejo alimenticio, ni aun después de 374 combinaciones, mientras que un objeto girando a la vista del perro, momentos antes de presentarle la comida, se mostró ya eficaz al cabo de cinco combinaciones. El timbre eléctrico, sonando ahora inmediatamente antes de la administración de la comida, se hizo estímulo condicionado a la primera combinación.

Los experimentos del Dr. Krestobnikof se realizaron en cinco perros, y los resultados fueron siempre negativos cuando el estímulo neutral se aplicaba diez segundos, cinco o sólo un segundo después del comienzo de la acción del estímulo absoluto. Así, pues, vemos que la primera de las condiciones requeridas para la formación de un nuevo estímulo condicionado, es una determinada relación entre el momento en que actúa uno y otro de los estímulos. En cuanto al estado en que los hemisferios cerebrales deben encontrarse, es en extremo esencial que ellos se hallen en estado de alerta, para que el reflejo condicionado pueda realizarse. En el perro somnoliento, el establecimiento de un reflejo condicionado es un proceso lento y, en ocasiones, imposible de realizar. Los hemisferios deben, además, estar libres de cualquier otra actividad, y, por consiguiente, cuando queramos establecer un nuevo reflejo condicionado, es preciso que sobre el animal no caiga ningún otro estímulo, pues de lo contrario, el reflejo se establece con mucha dificultad, o resulta imposible de obtener. Así, por ejemplo, si el perro ha sido sujetado fuertemente por ligaduras, en forma que cualquier causa dé lugar a una gran irritación, en este caso, por más que se haga, no se puede obtener el reflejo condicionado.

Un caso de esta clase ha sido descrito en la primera lección, que, como se recordará, se trataba de un perro que ofrecía un reflejo de liberación muy exagerado. También se puede comprobar

que la obtención del primer reflejo condicionado es mucho más difícil que la de los sucesivos. Y esto es fácil de comprender, si se tiene en cuenta que todas las circunstancias que rodean al experimento pueden provocar diferentes reflejos que perturben en cierto grado la actividad de los hemisferios. En los casos en los que no es posible descubrir qué clase de circunstancias externas perturban el establecimiento de nuestro reflejo condicionado, entonces nos ayuda la propia actividad de los hemisferios. Si las circunstancias que rodean al animal durante el experimento no son en sí mismas suficientemente destructivas, entonces todos los reflejos externos que entorpecen la formación de nuestro reflejo condicionado, perderán gradualmente su influencia.

El tercer factor que determina la mayor o menor facilidad en la obtención de reflejos condicionados, es la salud del animal. Un buen estado de salud del animal garantiza el buen funcionamiento de los hemisferios y excluye la acción de estímulos internos de orden patológico.

Últimamente, el cuarto grupo de condiciones que hemos de tener en cuenta son las propiedades del estímulo que ha de llegar a ser condicionado, como asimismo las del reflejo absoluto elegido. Los reflejos condicionados están formados por estímulos a los que el animal es más o menos indiferente, aun cuando en realidad, estrictamente hablando, no hay estímulos a los que el animal sea por completo indiferente. En el animal normal, la más pequeña alteración del medio que le rodea, por ejemplo, el más pequeño sonido, el más ligero olor, o el más pequeño cambio en la intensidad de la eliminación, evoca inmediatamente en el animal el reflejo que en la primera lección he descrito como reflejo investigador manifestado por una reacción motora. Si los estímulos neutrales se repiten frecuentemente, su acción se apaga paulatinamente, y así se van alejando los obstáculos para la formación del reflejo condicionado. Pero si los estímulos extraños son muy enérgicos o infrecuentes, la formación del reflejo condicionado se hará muy dificultosa, o incluso imposible.

Debemos hacer presente que en la mayoría de los casos nada sabemos de la historia anterior del perro, y que no conocemos qué clase de reflejos condicionados haya podido ser establecida en el perro y a qué clase de estímulos haya podido obedecer. Además, tenemos un gran número de casos en los que es posible utilizar un

estímulo fuerte que evocará la formación de un reflejo absoluto y convertirlo en un estímulo condicionado para un otro reflejo. Tomemos, por ejemplo, un fuerte estímulo, tal como una corriente eléctrica destructiva que queme y hiera la piel. Este estímulo será, sin duda alguna, promotor de un reflejo defensivo manifiesto, pues el organismo responderá a él por una fuerte reacción motora, con el fin de alejar el agente dañino. A pesar de esto, nosotros podemos utilizar un estímulo tal para establecer un reflejo condicionado manifiesto. Así, en un experimento particular, un fuerte estímulo, una corriente eléctrica de gran intensidad, fué convertida en un estímulo condicionado alimenticio, de tal manera, que su aplicación sobre la piel no provocaba la más ligera reacción de defensa. El animal mostraba un reflejo alimenticio condicionado muy bien marcado, volvía la cabeza hacia el lugar por donde recibía la comida de ordinario, se relamía los labios y al mismo tiempo mostraba una profusa secreción de saliva.

He aquí el protocolo de un experimento realizado por el doctor Eropeeva:

TIEMPO	Corriente eléctrica cm. de bobina.	Lugar de la excitación.	Secreción de saliva en gotas.	Reacción motriz.
4 h 23′ . .	4	El corriente.	6	Alimenticia y sin reflejo motor de defensa.
4 » 45′ . .	4	»	5	
5 » 07′ . .	2	Nuevo.	7	
5 » 17′ . .	0	»	9	
5 » 45′ . .	0	»	6	

Después de cada estímulo se permitía comer al perro un poco de comida durante unos segundos.

Resultados semejantes se obtuvieron en perros a los que se cauterizaba o puncionaba la piel hasta hacer sangre, con el fin de convertir estos estímulos en estímulos condicionados alimenticios. Estos experimentos quizá podrían ser rechazados por gentes muy sensibles; pero nosotros podemos demostrar, sin pretensión de penetrar en el mundo interior del perro, que la repugnancia por estos experimentos está basada en una falsa impresión. Examinados atentamente los perros sometidos a estos experimentos, no mostraron ninguno de los fenómenos objetivos que de ordinario acompañan a los animales que se les somete a fuertes estímulos destruc-

tivos. En los animales de experimentación no se les observó alteraciones en el pulso ni en la respiración, cosa que se observa siempre que los estímulos de los que estamos haciendo mérito no se habían convertido en estímulos alimenticios condicionados.

Tan notable fenómeno es el resultado del transporte del impulso nervioso de una vía nerviosa fisiológica a otra. Esta transferencia depende, sin embargo, de una condición muy definida, particularmente de una correspondencia en la intensidad de dos reflejos absolutos. La transformación de un estímulo absoluto para un reflejo, en estímulo condicionado para otro, sólo es posible cuando el primero es fisiológicamente más débil y biológicamente menos importante que el último. Hemos deducido estas conclusiones de los experimentos del Dr. Eropeeva. Un estímulo aplicado a la piel del perro fué transformado en un estímulo condicionado para el reflejo alimenticio. Nosotros consideramos que esto es debido a que el reflejo alimenticio es en estos casos más fuerte que el reflejo de defensa.

Es bien conocido de todos que, cuando varios perros riñen por la comida, frecuentemente sufren heridas sin reparar en ellas, por ser en estos casos más fuerte el reflejo hacia la comida que el de defensa ante el dolor. Todo esto es, sin embargo, hasta cierto límite, pues hay reflejos más fuertes que el alimenticio. Uno de estos es el de la autopreservación del ser o el no ser, el de la vida o la muerte. Daremos un ejemplo. Fué imposible transformar una reacción de defensa en un reflejo alimenticio condicionado cuando el estímulo fué una fuerte corriente eléctrica aplicada sobre la piel que recubría un hueso sin interposición de capa muscular. Esto significa que los nervios aferentes daban cuenta de que el hueso era afectado por la corriente eléctrica, lo cual significaba o era la *señal* de una lesión de mayor peligro para la vida del animal que la que suponía la lesión de la piel, y por esta razón no puede adquirir una conexión temporal con aquella parte del cerebro que controla el reflejo alimenticio.

No obstante todas las anteriores consideraciones, debemos hacer resaltar la ventaja de la utilización del reflejo alimenticio para la mayor parte de nuestros experimentos, teniendo en cuenta que el reflejo alimenticio se encuentra en la cúspide jerárquica de la importancia como tal reflejo.

Así como hemos visto que estímulos muy fuertes y muy especializados pueden, bajo ciertas condiciones, adquirir las propieda-

des de estímulos condicionados, hay, por otra parte, un mínimo de intensidad bajo la cual el estímulo no puede adquirir propiedades condicionadas. Así, por ejemplo, un estímulo termal de 45° aplicado a la piel del perro puede ser convertido en un estímulo condicionado alimenticio, mientras que a 38 ó 39° (aproximadamente dos grados por encima de la temperatura de la piel del perro) el estímulo queda sin efecto (Experimento del Dr. Solomonov). Del mismo modo, mientras que con la ayuda de un estímulo absoluto muy fuerte, es posible convertir un estímulo desfavorable — por ejemplo, uno que evoque un reflejo diferente absoluto — en un estímulo condicionado, resulta muy difícil, o aun imposible, con la ayuda de un estímulo absoluto débil, convertirle en estímulo condicionado. Algunos estímulos absolutos deben ser permanentemente débiles; otros deben desplegar una debilidad que es sólo temporal, variando con el estado del animal. Como ejemplo de esto último, tomaremos la comida. En el animal hambriento, la comida da lugar a un poderoso reflejo absoluto y el reflejo condicionado se desarrolla muy prontamente. Pero en el perro saciado, el estímulo absoluto sólo tiene un efecto muy pequeño y el reflejo condicionado alimenticio no se forma o se establece muy lentamente.

Tomando en consideración todas las condiciones enumeradas, y esto no es cuestión difícil, obtendremos infaliblemente un nuevo reflejo condicionado. Nosotros aplicamos a los receptores del animal estímulos rígidamente definidos que dieron lugar en los hemisferios a nuevas conexiones con el desenvolvimiento de una reacción refleja típica.

Todo esto legitima nuestro modo de pensar de que el estudio de la formación y propiedades de los reflejos condicionados es una parte especial de la fisiología. No creo que haya razón para tomar todas estas cosas desde otro punto de vista, y es mi creencia de que en estas cuestiones los prejuicios embotan el intelecto; y hablando en términos generales, las preconcepciones del espíritu humano en este asunto se resisten a admitir que la alta actividad nerviosa de los hemisferios esté rígidamente determinada. La dificultad estriba en la enorme complejidad de nuestra vida subjetiva, que todavía no ha podido ser analizada en sus causas primarias.

LECCIÓN 3.ª

Formación de los reflejos condicionados por medio de estímulos condicionados y directos. - Agentes que pueden ser utilizados como estímulos condicionados. - Inhibición de los reflejos condicionados. Inhibición externa.

EN la lección precedente hemos visto cómo obtuvimos un reflejo condicionado ligando la acción de un nuevo estímulo con un reflejo absoluto o no condicionado. Es posible, no obstante, obtener un reflejo condicionado de modo menos directo, ligando un nuevo estímulo con un estímulo condicionado que ya esté firmemente establecido.

Refiramos de nuevo nuestros experimentos con el metrónomo. El sonido del metrónomo fué un estímulo condicionado, establecido tan firme y poderosamente como lo evidenció su demostración frente a un auditorio tan numeroso como el que acudía a mis lecciones. El efecto del metrónomo fué, en tan desfavorables condiciones, completo y preciso.

Con la ayuda de este estímulo, estrictamente condicionado, fué posible formar aún otro estímulo condicionado de propiedades parecidas al primero. Si al mismo tiempo se aplica otro estímulo, más o menos neutral, en unión con el metrónomo, (no dando al animal al mismo tiempo comida), el nuevo estímulo adquiere el carácter de un estímulo condicionado alimenticio (ZELIONY, POURSIKOV, PROLOV).

Al reflejo de esta clase le llamamos *reflejo condicionado secundario* o de segundo orden. En los pormenores de formación de este reflejo existen particularidades esenciales. El nuevo estímulo deberá administrarse algunos segundos antes que el estímulo primario sea puesto en acción. Con agentes de actividad fisiológica mediana este lapso no será menor de diez segundos, y para agen-

tes de mayor actividad, el intervalo será también mayor. Acortando este intervalo y uniendo así la acción del nuevo estímulo con la del estímulo condicionado, obtendremos fenómenos completamente nuevos y de orden distinto. Este es uno de los puntos más interesantes en la fisiología de los hemisferios cerebrales, bien analizado actualmente y que explanaremos en la lección 5.ª

He aquí el protocolo de los experimentos de Frolof:

Experimento del 15 de Noviembre de 1924.

TIEMPO	Estímulo condicionado en el curso de un minuto.	Secreción de saliva en gotas al cabo de un minuto.
1 h 49'	Golpes de metrónomo	13,5
1 » 57'	Campanilla	16,5
2 » 7'	Cuadrado negro	2,5
2 » 7' 10"	Pausa	3
2 » 7' 25"	Golpes de metrónomo	12
2 » 20'	Campanilla	13
2 » 27'	Golpes de metrónomo	9,5

Los golpes de metrónomo y de campanilla se continúan durante treinta segundos en cada caso.

El perro del experimento tiene dos estímulos condicionados alimenticios primarios: uno, el sonido de un metrónomo, y el otro, el sonido de una campanilla eléctrica. Como estímulo condicionado secundario se presenta a la vista del perro un cuadrado negro. El cuadrado negro se mantiene a la vista del perro durante diez segundos, y después de un intervalo de quince segundos, se hace sonar el metrónomo durante treinta segundos. En el experimento el cuadrado se aplica diez veces.

La presentación al perro de la placa cuadrada negra con anterioridad a estos experimentos, no tuvo acción secretora alguna. Como se ve en el cuadro precedente, el reflejo condicionado de segundo orden fué medido precisamente en la época más temprana de su desarrollo, dando 5,5 gotas (2,5 más 3) durante veinticinco segundos.

En el caso de los reflejos alimenticios nos fué imposible establecer un nuevo reflejo condicionado de tercer orden a partir de un reflejo condicionado secundario.

Estos reflejos condicionados de tercer orden pueden ser obtenidos, sin embargo, a partir de un reflejo condicionado de segundo orden, en el caso de reflejos defensivos, tales como los obtenidos al aplicar una corriente eléctrica sobre la piel del animal. Pero incluso en este caso, no podemos pasar de la obtención de un reflejo de tercer orden.

Describiré ahora los resultados de un experimento de Fourstkow, en el que se logra obtener un *reflejo condicionado de tercer orden.*

La reacción de defensa en el perro ante un estímulo absoluto no condicionado, fué obtenida aplicando la corriente eléctrica a la piel de la pata delantera. El estímulo mecánico de la piel de las patas posteriores, para el que el perro era anteriormente indiferente por completo, fué convertido, por el procedimiento usual, en un estímulo condicionado de primer orden. Para el establecimiento de un reflejo de segundo orden se empleó el sonido *glu glu* del barboteo del agua. Por combinación del sonido del barboteo del agua con otro sonido de 760 vibraciones por segundo, anteriormente indiferente, se logró obtener el estímulo condicionado de tercer orden. El período de latencia con estos estímulos aumentó gradualmente desde los de primer orden a los de tercero, mientras que la reacción defensiva se aminoró en el mismo orden. Todos estos reflejos condicionados fueron mantenidos por el Dr. Fourstkow, reforzándolos apropiadamente durante un año; pero en este caso también todos los intentos de combinar un nuevo estímulo con un estímulo condicionado de tercer orden fueron por completo infructuosos.

Los reflejos condicionados obtenidos en la forma que acabamos de señalar, les llamamos *reflejos concatenados.*

Tenemos, pues, dos maneras de obtener reflejos condicionados: uno, a partir de un reflejo absoluto no condicionado, y otro, a partir de un reflejo condicionado firmemente establecido. Pero existe aún otro método de establecer reflejos condicionados.

Hace algún tiempo fuimos inducidos a ciertos experimentos del tipo siguiente (de H. A. Podkopaef). A un perro se le inyectó una pequeña dosis de apomorfina, y al cabo de uno a dos minutos se hizo sonar en el gabinete de experimentación una nota aguda, que se prolongó algún tiempo. Durante la producción del sonido, el animal se puso intranquilo, comenzó a relamerse y a presentar una abundante secreción salival, y hasta llegó a tener algunos movimientos parecidos a los del vómito.

Repetido el experimento varias veces, bastaba entonces producir el sonido durante muy poco tiempo para dar lugar a la reacción descrita, aun cuando ligeramente. Desgraciadamente, las obligaciones profesionales del Dr. Podkopaef, le impidieron continuar los experimentos y mejorar la técnica de examen. Recientemente, el Dr. Krylof, practicando unas investigaciones serológicas en el laboratorio bacteriológico de Tashkent, observó lo siguiente. Este investigador hacía repetidas inyecciones subcutáneas de morfina a los perros. Es sabido que la morfina produce, primeramente, náuseas, fuerte fluxión salival, vómitos, y por último, sueño. Pues bien, Krylof observó que al cabo de algún tiempo bastaba que los perros se diesen cuenta de los preparativos de la inyección para que en ellos se produjeran todos los fenómenos descritos, aun sin la inyección de morfina.

De esta manera, el acto vomitivo se provocaba, no por la morfina, obrando sobre el centro vomitivo, sino por el conjunto de excitadores externos que coincidían con el momento de la inyección. La conexión entre la morfina misma y todos los estímulos externos que acompañaban a la inyección, llegaba a ser muy simple y remota, pues en muchos casos bastaba la presencia del operador para provocar el complejo sintomático, y si esto era insuficiente, el acto de abrir la cajita con la jeringa, frotar la piel con alcohol e inyectar un líquido indiferente, daba lugar, seguramente, al fenómeno. Cuantas más veces se hubiese puesto la inyección, tantos menos preparativos hacían falta para reproducir el cuadro morboso.

El Dr. Krylof pudo repetir en mi laboratorio, con toda facilidad, estos experimentos, y por una serie de nuevos experimentos, especialmente adaptados, se logró comprobar la identidad de los fenómenos con nuestros reflejos condicionados. El experimento puede ser reproducido con gran facilidad.

He aquí un perro sometido varias veces a inyecciones de morfina. Lo sujeta sobre la mesa un hombre desconocido por él. Ved que permanece tranquilo. Ahora se presenta ante el animal el operador que acostumbra a darle las inyecciones. El perro se intranquiliza y se relame. En cuanto le ha frotado la piel, ved que se presenta una abundante secreción de saliva y aparece un movimiento vomitivo.

Este experimento explica el hecho, hace mucho tiempo conocido, de que el perro, privado de sus paratiroides o con fístula de Eck

y ligadura de la vena porta, rechaza la carne que se le ofrece, siendo así que antes de esas operaciones la recibía con el mayor agrado. Es evidente que en estos casos, el perro, ante la sola presencia de la carne, sufre las mismas excitaciones patológicas que las provocadas por la intoxicación, debida a los productos tóxicos derivados de la digestión de la carne en tan anormales circunstancias.

Ante los resultados de estos experimentos surge la pregunta de cómo se establecen en los hemisferios cerebrales los nuevos vínculos nerviosos que dan lugar a la reacción descrita. Es fácil una explicación sobre la base de los hechos referidos, tal como son conocidos en la actualidad. Cualquier estímulo absoluto no condicionado o algún estímulo condicionado firmemente establecido, evocan un estado de actividad nerviosa en partes definidas del cerebro. Empleando la terminología conocida, llamaremos a estas partes del cerebro, así puestas en actividad, centros, aunque debemos, sin embargo, advertir que esta palabra no debe implicar la idea de localización anatómica. Durante el período de excitación de tales centros, todos los estímulos externos que afecten al animal al mismo tiempo, serán dirigidos a los centros excitados y que están en actividad, y de esta forma las vías por donde todas esas excitaciones caminan hacia los hemisferios, se harán muy marcadas y expeditas. Esta es la única interpretación posible de los hechos, y sobre ella hemos planeado los experimentos descritos de la apomorfina, que corroboran los del Dr. Krilof con la morfina. El centro salival puede ser excitado, bien por estímulos venidos de la corteza cerebral, o bien directamente (automáticamente) por una sangre alterada en su composición.

En los hechos referidos se encierra aún otra particularidad del mayor interés. Una excitación que desde el día del nacimiento de un animal se dirija a un centro determinado, puede ser llevada a otro centro desviándose de su ruta anterior, con tal que el nuevo centro sea fisiológicamente más poderoso.

Esta reunión de impulsos en diferentes áreas del cerebro, debida a la formación de nuevas conexiones nerviosas, es el primer mecanismo nervioso que hemos encontrado en nuestro estudio de la fisiología de los hemisferios cerebrales. ¿Pero dónde se producen estas conexiones?, ¿en la corteza exclusivamente?, ¿o en partes del encéfalo situados más abajo? Ambas posibilidades son explicables. En el segundo caso se puede suponer que si dos puntos,

uno en la corteza y otro en el área subcortical, son excitados simultáneamente por diferentes estímulos, se podrá establecer una vía para la transmisión de la excitación del primer punto al segundo. Si, por otra parte, la conexión tiene lugar enteramente dentro de la corteza, es necesario suponer que todos los órganos receptores (incluyendo los receptores internos) están representados en la corteza cerebral, en cuyo caso los impulsos originados en diferentes órganos durante su actividad se transmitirán al correspondiente punto cortical, que entraría, a su vez, en conexión con los puntos excitados por estímulos externos, o, también, que estímulos que inducen a actividad a un órgano, logran representación directa en la corteza independientemente de la simultánea excitación de un área subcortical. De estas dos alternativas yo opino que la última representa lo que probablemente tiene lugar en el cerebro intacto, si los hemisferios se hallan en estado de vigilia. En algunos casos parece que las células predominantemente excitadas en ciertas épocas o momentos, llegan a ser focos que atraen los impulsos nerviosos despertados por nuevos impulsos, impulsos que tienden a seguir la misma vía, estableciéndose así los reflejos condicionados.

Ahora pasemos a considerar los agentes que pueden ser transformados en estímulos condicionados. Esta no es una cuestión tan sencilla como pudiera creerse a primera vista, aunque en términos generales pueda explicarse simplemente. Todo agente que pueda actuar sobre un receptor adecuado, puede transformarse en un estímulo condicionado para el organismo. Pero esta afirmación general, necesita, por un lado, ciertas amplificaciones, y por otro ciertas restricciones. Nosotros podemos, en primer lugar, descomponer los agentes naturales en sus componentes últimos para lo que se refiere a sus propiedades como estímulos fisiológicos.

Una muy pequeña parte de un agente puede adquirir por sí misma las propiedades de un estímulo condicionado; por ejemplo, una pequeña variación en la tonalidad de un sonido o de luminosidad en un estímulo luminoso. De esta forma se aumenta de modo casi indefinido el número de estímulos efectivos que no tiene más límite que la perfección y sutileza en la discriminación de los aparatos receptores. Por otra parte, el animal puede ser afectado por la suma total de estímulos elementales, actuando conjuntamente como un solo agente. Por ejemplo, al comparar la fisonomía de varias personas, nosotros tomamos en cuenta simultáneamente

la forma, dimensiones, contorno y color del rostro. Lo mismo hacemos cuando queremos orientarnos en un camino que nos sea más o menos familiar. Tales ejemplos de estímulos complejos pueden multiplicarse indefinidamente, y así podemos considerar un número ilimitado de posibilidades, al agrupar de una u otra forma estímulos elementales simples. También en este caso tenemos un límite impuesto indudablemente por la estructura intrínseca de los hemisferios cerebrales; pero en el momento presente yo deseo tan sólo dar una idea del posible número de estímulos condicionados, dejando la discusión más detallada de este importante asunto para lecciones siguientes.

Hasta aquí hemos considerado solamente un grupo extenso de estímulos condicionados, particularmente aquéllos derivados de algún agente natural. Pero la desaparición de la acción de tales agentes puede llegar a convertirse en estímulo de un reflejo condicionado. Pongamos un ejemplo como ilustración. Si nosotros hacemos sonar un metrónomo en el laboratorio y hacemos entrar al perro en este momento en el gabinete de experimentación, veremos cómo al cesar el sonido del metrónomo nosotros despertamos el reflejo alimenticio o de repugnancia, presentando al perro en este instante la comida o la sustancia repugnante; y si repetimos diferentes veces el experimento, al hacer cesar el sonido del metrónomo, aparecerá el reflejo alimenticio o el de repugnancia, sin necesidad de mostrar al animal la comida o la sustancia repugnante. Vemos, pues, que la cesación del sonido llega a ser el estímulo de un nuevo reflejo condicionado (Dr. Zeliony y Dr. Makovsky).

No sólo la cesación de un estímulo puede ser la señal de un reflejo condicionado, sino también su disminución, si ésta se hace de modo muy rápido. El efecto en la proporción del cambio de alguna de las propiedades de un agente estimulante, se hace muy visible en el siguiente experimento del Dr. Zeliony. La suspensión súbita del sonido de un diapasón acústico, que sea la señal de un reflejo alimenticio condicionado y que su efecto sea el de 52 gotas de secreción salival durante el intervalo del experimento, no producirá efecto alguno si la suspensión del sonido del diapasón no se hace de la manera súbita referida, aunque se repita en el transcurso de doce minutos.

De esta manera vemos que el instigador de un reflejo puede ser, no la actividad de un agente, sino la suspensión súbita de su acción

o su rápida debilitación. De esta manera el número de estímulos potenciales de un reflejo condicionado se aumenta extraordinariamente.

El próximo grupo de estímulos condicionados puede ser considerado como una variación o, mejor dicho, como un desenvolvimiento del tipo de estímulos de acción retardada que hemos discutido anteriormente. El estímulo de esta clase no es la desaparición actual del agente externo, sino la impresión dejada por la acción de este agente sobre el sistema nervioso central después que la acción de este agente ha sido eliminada. El procedimiento del desarrollo del desenvolvimiento de tales reflejos, es el siguiente. Cualquier estímulo adecuado, por ejemplo, un sonido, puede hacerse actuar sobre el animal durante un período de medio o de un minuto. Después de un intervalo, también definido, de uno a tres minutos, introducimos en la boca del animal comida o una sustancia repugnante. Después de la repetición de este experimento unas cuantas veces, veremos que el estímulo mismo o su desaparición no provoca ninguna reacción, sino que ésta se presenta después de cierto intervalo; es decir, como si la acción del agente tuviese abierto el camino para que el reflejo se desenvolviera. Debemos distinguir este tipo de reflejos del tipo descrito anteriormente, en el que el estímulo absoluto coincide en parte de su duración con el estímulo condicionado. El tipo descrito en este párrafo lo denominamos *reflejo de huella condicionada.*

Describiré aquí un experimento del Dr. Grossman de reflejos de *traza o huella condicionada.* Un estímulo táctil de la piel fué empleado como estímulo para el reflejo de huella a la administración de ácido. El estímulo táctil se aplicó durante un minuto, y en seguida se introdujo en la boca del animal y durante también el período de un minuto una disolución ácida.

Experimento del 18 de Febrero de 1909.

MOMENTO	Estímulo condicionado.	SECRECIÓN SALIVAL	
		Después de 1 m. de estímulo.	Después de 1 m. de pausa.
12h 40'	Estimulación mecánica de la piel durante un minuto en cada caso.	0	0,5
12» 50'		0	10
1» 15'		0	11
1» 27'		0	14

El estímulo condicionado fué reforzado siempre por la introducción de ácido al final de la pausa.

Los reflejos de huella pueden ser de diferente carácter, según la longitud de la pausa entre la terminación del estímulo condicionado y la aparición del estímulo absoluto. Si la pausa es muy pequeña, de unos pocos segundos, la huella dejada por el estímulo condicionado está todavía fresca, y el reflejo lo denominamos *reflejo de huella pequeña*. Por otra parte, si el intervalo es mayor de un minuto o más, entre la terminación del estímulo condicionado y el comienzo del estímulo absoluto, nosotros tenemos los reflejos de *huella prolongada*. Es muy importante distinguir todos estos casos por las particularidades esenciales mostradas por los reflejos de *huella prolongada*. Pasemos ahora al último de aquellos agentes que pueden ser transformados en un estímulo condicionado, y que se diferencian de los otros en que, aparentemente, se originan de un modo regular y espontáneo. Su característica estriba en el hecho de que algunos estímulos pueden dejar una huella sobre el sistema nervioso, por más o menos tiempo, hecho que ha sido reconocido hace tiempo en fisiología, bajo el nombre de *postefecto*.

Aun cuando esta clase de agentes no son menos reales que los precedentes, esto, no obstante el conocimiento de su naturaleza, ofrece algunas dificultades. Primeramente, describiré un experimento de orden general. A un perro le daremos comida a intervalos determinados, y a otro le introduciremos una disolución ácida en la boca con la misma regularidad. Después que este experimento lo hayamos repetido diferentes veces, observaremos que, a la terminación de esos intervalos se suscitará el reflejo alimenticio en el primer perro, y el de repugnancia, en el segundo, sin que hayamos tenido que mostrar ni la comida ni la solución ácida. Esto puede ser ilustrado por el siguiente experimento del Dr. Feokritova. A un perro se le da comida, regularmente, cada treinta minutos; si, al continuar el experimento, nosotros omitimos la comida correspondiente a uno de los intervalos de treinta minutos, no por ello dejará de aparecer el reflejo de secreción salival y el reflejo motriz de la digestión. Algunas veces, la reacción se presenta exactamente a los treinta minutos; otras veces, uno o dos minutos más tarde. En los intervalos no hay el menor signo de reacción alimenticia, especialmente si el experimento ha sido repetido gran número de veces; ¿cómo interpretar el resultado de este experimento? Es for-

zoso admitir en estos casos que el intervalo aparece como un excitador condicionado.

El experimento acabado de describir puede ser llevado a cabo con la siguiente modificación. Podemos alimentar al animal, regularmente, cada treinta minutos; pero adicionándole el sonido de un metrónomo, unos pocos segundos antes de darle de comer. El animal es así estimulado a intervalos regulares de treinta minutos por la combinación de dos estímulos: uno, el factor intervalo y el otro, el sonido del metrónomo. De esta manera se establece un reflejo condicionado, debido a un estímulo complejo, consistente en el sonido, más el estado de los hemisferios a los treinta minutos de intervalo, y ambos reforzados por la presencia de la comida. Ahora, si el sonido se aplica, no a los treinta minutos de la comida precedente, sino a los cinco u ocho minutos, el reflejo condicionado no aparece. Si es aplicado algo más tarde, produce algún efecto; a los veinte minutos, el efecto es mayor, y todavía mayor a los veinticinco. A los treinta minutos la reacción es completa. Si el sonido no es combinado con la comida, excepto cuando se aplica a la terminación del intervalo, no producirá ningún efecto ni a los veintinueve minutos, y sólo a los treinta desplegará la plenitud de su efecto.

Otro ejemplo del Dr. Feokritova. A un perro se le da comida cada media hora. Cada comida es precedida del sonido de un metrónomo, cuyo sonido se continúa durante treinta segundos; el efecto del metrónomo se prueba a los veintinueve minutos.

Experimento del 20 de Diciembre de 1911.

MOMENTO	Estímulo condicionado aplicado 30 segundos antes.	Cantidad de saliva segregada en gotas durante 30 segundos.
3h 30'	Sonido del metrónomo	10
4» 00'	» » »	7
4» 29'	» » »	0
4» 30'	» » »	7

En el establecimiento de los reflejos condicionales de este tipo, se puede emplear un largo intervalo de tiempo. No se han utilizado intervalos de tiempo mayores de media a una hora.

¿Cómo comprender fisiológicamente el intervalo de tiempo en su papel de estímulo condicionado? Actualmente, no podemos dar más que una respuesta aproximada a esta cuestión. Por regla general, el tiempo lo medimos registrando diferentes fenómenos cíclicos de la Naturaleza, tales como la salida y puesta del sol, el movimiento del péndulo de un reloj, etc., etc. También en el cuerpo del animal tienen lugar diferentes fenómenos que presentan el carácter cíclico. Durante la vigilia, el encéfalo recibe muchas excitaciones que dan lugar a su fatiga, de las que se restablece por el sueño. El conducto digestivo se ocupa periódicamente con el alimento y se desocupa también con periodicidad, y como de hecho todos estos cambios son capaces de influenciar los hemisferios cerebrales, de aquí el fundamento para diferenciar un momento de otro momento y para darnos cuenta de la relación del tiempo.

Nosotros podemos considerar los casos simples siguientes por registro fisiológico de cortos intervalos en los hemisferios cerebrales. Es bien conocido que un estímulo reciente, por ejemplo, un estímulo olfativo, produce una excitación nerviosa exactamente definida. Esta excitación, sin embargo, se apaga progresivamente. El estado fisiológico de los elementos nerviosos, bajo la influencia de una estimulación continuada, sufre, sin duda alguna, una serie de cambios simultáneos y sucesivos. Lo mismo es verdad también para los fenómenos inversos. Cuando el estímulo se interrumpe, este cambio es percibido durante algún tiempo muy netamente; pero muy pronto su influencia disminuye hasta no percibirse más. En este caso, el estado fisiológico de las células nerviosas sufre, sin duda alguna, una serie de cambios de orden inverso. Desde este punto de vista, nosotros podemos dar una interpretación del establecimiento de los reflejos condicionados a la interrupción de un estímulo, a la huella de un estímulo, como también, aparentemente, a las relaciones de tiempo. En el experimento descrito, la administración de la comida fué acompañada y seguida por una actividad definida de un gran número de órganos, que todos ellos sufrían una serie de cambios cíclicos definidos. Todos estos cambios fueron reflejados en los hemisferios cerebrales, en donde ellos caían sobre campos receptores apropiados, y en una definida fase de estos cambios, adquirían las propiedades de estímulos condicionados.

Para concluir esta parte de nuestra discusión, yo propongo la siguiente modificación y amplificación de nuestra definición de

agentes que pueden hacerse condicionados. A saber: que las innumerables fluctuaciones individuales del medio externo e interno del organismo, pueden cada una de ellas, ya aislada, ya colectivamente, ser representadas por cambios definidos en el estado de la célula de la corteza cerebral, adquiriendo estos cambios las propiedades de un estímulo condicionado.

Pasaremos ahora a otro grupo importante de fenómenos. Hasta ahora, hemos tratado de reflejos de carácter positivo; es decir, de reflejos que, en último término, dan lugar a reacciones positivas motoras y secretorias, todas asociadas con variados procesos de excitación del sistema nervioso. Hay, sin embargo, otra manifestación de la actividad nerviosa, que no es inferior en importancia fisiológica y vital a las manifestaciones de orden positivo que nosotros hemos considerado hasta aquí. Me refiero a la inhibición nerviosa. Al investigar la alta complejidad funcional de los hemisferios cerebrales, nosotros chocamos, naturalmente, con una mezcla de fenómenos, en la que constantemente se entrelazan fenómenos negativos de inhibición con fenómenos positivos de excitación. Pero, antes de tratar este punto, considero necesario dar una breve descripción de la inhibición de los centros como fenómenos consecutivos a reflejos de orden absoluto.

El presente estado de la fisiología nos permite reconocer, en circunstancias normales, dos tipos de inhibición central. Estos dos tipos pueden llamarse: directo o indirecto, o interno y externo, respectivamente. Por una parte, nos son familiares las acciones inhibitorias directas de ciertos nervios aferentes o de ciertas propiedades físicas y químicas de la sangre, ejerciendo su acción sobre centros definidos nerviosos que rigen la respiración, circulación, locomoción, etc. Por otra parte, el sistema nervioso central suministra numerosos casos de inhibición indirecta. En el último caso, la inhibición de la actividad de un centro dado, es el resultado de la actividad de algún otro centro, cuya actividad ha surgido, a su vez, como un resultado de la excitación de algún nervio aferente o de algún cambio en la composición de la sangre. Ejemplos de otras clases de inhibición son suministrados por aquellos reflejos complejos absolutos, llamados instintos, Así, muchos insectos, especialmente en el estado larvario, se inmovilizan y caen al menor contacto. Este es un caso de inhibición directa del aparato nervioso de la locomoción. Otro ejemplo lo tenemos en el reflejo alimenticio

del polluelo recién nacido, que pica todo aquello que estimula el órgano de su visión; pero si el objeto que pica es irritante para su boca, el reflejo alimenticio se transforma en el acto en un reflejo defensivo expulsor. Esto es el resultado de una interacción entre dos centros activos, y es un ejemplo de una inhibición externa.

Los reflejos condicionados están también sujetos a estos dos tipos de inhibición central. Teniendo en cuenta que la inhibición indirecta o externa de los reflejos condicionados no difiere de la correspondiente inhibición de los reflejos absolutos, yo me ocuparé, por ello, de la primera.

El siguiente es un caso simple y uno de los hechos más corrientes en nuestros experimentos. El perro y el experimentador se encuentran aislados en el gabinete de investigación, y todas las condiciones permanecen por un momento constantes. De pronto, surge un cambio exterior cualquiera, por ejemplo, un sonido penetrante, un cambio repentino de la iluminación; v. gr., el sol se oculta tras de una nube o, por el contrario, la nube deja libre al sol, una corriente de aire que entra por la puerta o un olor penetrante que, de repente inunda la habitación. Todo esto conduce, inevitablemente, a una debilitación mayor o menor, según la intensidad del agente, o incluso a la desaparición completa del reflejo condicionado, si, en el momento de surgir el cambio brusco, debiera comenzar el establecimiento del reflejo. La explicación, en este caso, es muy sencilla. La acción del agente extraño ha despertado el reflejo investigador; es decir, el receptor correspondiente del animal se enfoca en dirección al excitante; el perro escucha, observa u olfatea, y este reflejo investigador frena o inhibe el reflejo condicionado que iba a ponerse en acción.

Estos estímulos extraños tienen también otra influencia importante. Cualquier estímulo, aunque deba desaparecer rápidamente, ejercita su acción, y por algún tiempo después de su desaparición se hace notar su huella. Por esta razón, si el estímulo condicionado es aplicado muy poco tiempo después del estímulo extraño, la reacción refleja será inhibida parcialmente. Diferentes estímulos extraños, ya accidentales o deliberados, dejan huella de sus efectos durante un período de tiempo más o menos largo. Este período de tiempo es para algunos sólo de dos o tres minutos; en otros, de diez o doce, y por último, para algunos, hasta de varios días. Los efectos consecutivos más largos se dan, principalmente, con los re-

flejos alimenticios y gustatorios, estímulos con los que en muchos experimentos hemos de contar seriamente.

La acción del reflejo extraño es extraordinariamente diversa, según la clase de reflejo que tengamos que tratar, a saber: con uno reciente o uno antiguo bien consolidado. Naturalmente, el reflejo reciente se inhibirá con más facilidad que el antiguo. En nuestro antiguo laboratorio, el descuido en precaver los estímulos externos daba lugar a curiosas complicaciones cuando yo visitaba a alguno de mis colaboradores. Habiendo logrado mi colaborador establecer algún nuevo reflejo condicionado, me invitaba a presenciarlo, sin lograr mostrar el reflejo de que se trataba. En este caso yo representaba el estímulo extraño; a mi presencia se ponía en juego el reflejo investigador; el animal me miraba, me olfateaba, y esto era suficiente para que el reflejo recién elaborado fuese inhibido. Otro ejemplo muy semejante a éste es el siguiente: si un experimentador había logrado con un perro establecer un reflejo condicionado estable y con él había trabajado numerosas veces, bastaba entregar ese perro a otro investigador para ver desaparecer el reflejo por un tiempo más o menos largo. Lo mismo sucedía al cambiar al animal de gabinete de trabajo.

En los casos de extraestímulos que evoquen reflejos muy especializados, los resultados de la inhibición son extremadamente profundos. Ejemplos de tales estímulos son: la vista de los animales de caza para los perros cazadores, de los gatos para ciertos perros, la vista de las hembras para otros, etc. Pero no solamente estos estímulos especializados, sino también otros estímulos intensos y poco corrientes muestran un efecto inhibitorio consecutivo, prolongado y pronunciado. Con respecto a esta última clase de estímulos pueden dividirse los perros en dos grupos: unos reaccionan, pudiéramos decir, de un modo positivo; es decir, agresivamente, ladran furiosamente y tratan de acometer a aquello que les llama la atención. Otros muestran una reacción de defensa o de naturaleza pasiva, se esfuerzan en desprenderse de las ligaduras, tratan de huir o se quedan rígidos sin moverse, tiemblan y a veces caen y se orinan, cosa que ocurre con frecuencia cuando están sobre la mesa de operaciones. En estos perros predominan los fenómenos de inhibición.

Este caso puede ser considerado como tipo de *inhibición externa* o *indirecta* de reflejos condicionados, pues la inhibición se

origina primariamente en partes del cerebro distintas de aquellas en las que el reflejo de respuesta es iniciado.

Todos estos casos de inhibición externa que acabamos de considerar son de naturaleza temporal, y, por esta razón, los estímulos que producen estos efectos se llaman estímulos inhibitorios temporales. Si ellos actúan repetidamente sobre el animal y no son reforzados con algún estímulo condicionado o absoluto, pronto o tarde se hacen indiferentes y pierden todas sus propiedades inhibitorias.

En el curso de las lecciones anteriores ha tenido lugar un experimento que puede ser considerado como ejemplo de lo que acabamos de decir. El perro con el que realicé el experimento del metrónomo estuvo la víspera en la sala durante la lección, y uno de mis colaboradores repitió con él varias veces el experimento; pero yo no llamé la atención en aquel momento porque el ensayo no tuvo éxito. El reflejo condicionado estuvo inhibido y sólo gradualmente pudo el animal librarse de la influencia inhibidora de las circunstancias, nuevas para él, de que estaba rodeado.

Hace algunos años di un curso sobre reflejos condicionados y entonces procedí de la manera siguiente: desde el comienzo del curso coloqué en la sala de las lecciones cierto número de perros, con los que mis colaboradores hicieron provisionalmente algunos experimentos y de modo independiente de la marcha de mis lecciones. Después utilicé los perros en mis experiencias públicas, sin sufrir el menor contratiempo y durante todo el tiempo de mis lecciones.

Desgraciadamente, en este curso y por causas ajenas a mi deseo, no tengo la posibilidad de repetir todas las experiencias y sólo podré llevar éstas a cabo en muy contadas ocasiones, limitándome a referir los protocolos de las investigaciones realizadas en mis laboratorios.

Además de la *inhibición externa temporal* podemos distinguir un segundo tipo de inhibición externa: la *inhibición externa permanente*, que no pierde su acción con la repetición. Un ejemplo de ella lo tenemos en el reflejo condicionado al ácido. Si al perro se le alimenta bastante tiempo antes de que el estímulo condicionado ácido sea aplicable, este reflejo no puede ser obtenido. Lo que ocurre es que el centro alimenticio inhibe la reacción al estímulo ácido durante un considerable espacio de tiempo después que estos centros han

sido puestos en actividad, ocurriendo siempre lo mismo por mucho que se repita el experimento. Es, sin embargo, una inhibición externa permanente que no sufre ninguna suerte de inhibición espontánea. Tales casos no son del todo raros.

Si se establece un reflejo condicionado aplicando el ácido de una manera descuidada, demasiado ácido, muy concentrado o aplicado muy a menudo, llegaremos a ocasionar una intensa irritación de la mucosa de la boca, que producirá una inhibición permanente del reflejo condicionado y que perdurará hasta que ese estado patológico haya desaparecido. También puede suceder que el perro sufra lesiones en la piel producidas por las ligaduras; entonces el reflejo de defensa se hace dominante e inhibe otros reflejos, muy particularmente el suave reflejo despertado por el ácido. Podemos citar muchos más ejemplos de esta clase. Yo daré uno o dos más. En un perro el experimento marchaba bien al principio, pero de repente los reflejos condicionados comienzan a decaer y últimamente desaparecen. Si al perro se le saca y se le deja orinar, el reflejo vuelve a lo normal. Evidentemente, el estímulo del centro de la micción ha inhibido el reflejo condicionado. Otro ejemplo puede ser elegido, y es cuando la hembra está en celo. Si en un perro macho, con el que estemos trabajando, se le acerca una perra en celo, los reflejos condicionados se aminoran o desaparecen. Es natural pensar que en este caso la inhibición deriva de los centros sexuales de los hemisferios cerebrales. En vista de estas numerosas fuentes de inhibición, vemos que el término de reflejo *condicionado* es muy apropiado. Todos estos motivos de inhibición pueden ser realmente controlados y eliminados a voluntad.

Me parece oportuno dar un resumen de su carácter. Tan pronto como una excitación nerviosa extraña llega al sistema nervioso central, se hace notar inmediatamente su presencia por la disminución o abolición de los reflejos condicionados, pero sólo de un modo temporal, mientras subsista su acción o su efecto consecutivo.

LECCIÓN 4.ª

Inhibición interna de los reflejos condicionados.

a) Extinción.

AL final de la primera lección hemos discutido casos de inhibición de reflejos condicionados, que se presentan en numerosos casos de antagonismo temporal, entre reflejos condicionados y otros procesos excitadores del cerebro, y vimos que este antagonismo conduce a una debilitación, más o menos profunda, y algunas veces a la desaparición de los reflejos condicionados.

En el segundo tipo de inhibición, que debe llamarse *inhibición interna*, el estímulo condicionado positivo, en sí mismo, se hace bajo ciertas condiciones definidas — negativo o inhibidor —, provocando en las células de la corteza cerebral un proceso de inhibición, en lugar de la excitación ordinaria. Condiciones que favorezcan el desarrollo de reflejos condicionados de tipo negativo o inhibidor se presentan frecuentemente, y estos reflejos se encuentran con no menos frecuencia que los reflejos de tipo positivo o excitador.

La diferencia más esencial entre la inhibición interna y la externa es que mientras que bajo las condiciones descritas en la lección precedente la inhibición externa se produce a la primera aplicación del extraestímulo, la inhibición interna, por el contrario, se desarrolla siempre progresivamente, a menudo muy lentamente, y en muchos casos con dificultad.

Comenzaré por describir la forma de inhibición interna que encontré primeramente en mis investigaciones, y describiré el desarrollo de nuestra concepción sobre su naturaleza.

Ejemplo. — El ejemplo siguiente ilustra el primer grupo de inhibiciones internas.

Nosotros tomamos para este experimento el mismo perro que fué utilizado en la segunda lección para el reflejo condicionado al sonido del metrónomo. Mi ayudante contará el número de gotas de saliva a los treinta segundos de actuar el metrónomo, y marcará el intervalo entre el comienzo de la excitación y el de la secreción salival. A este intervalo se le acostumbra a llamar *período latente*, aun cuando, como veremos más tarde, sería más conveniente inventar otro término para denominarle. En este caso, el estímulo del metrónomo no es seguido de la comida como de ordinario; por tanto, el reflejo condicionado no es reforzado. El estímulo del metrónomo es repetido durante períodos de treinta segundos y a intervalos de dos minutos.

He aquí los resultados obtenidos:

Período latente en segundos.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.
5	10
7	7
5	8
4	5
5	7
9	4
10	3

La continuación de este experimento la dejaremos para más tarde, para la lección en que sea posible añadir un detalle importante. Un hecho, sin embargo, queda claramente establecido, y es que la repetición de un estímulo condicionado, que no sea seguida de un refuerzo, debilita el reflejo condicionado. Si el experimento se prosigue, el reflejo llegará a desaparecer. A este fenómeno de la rápida y más o menos gradual debilitación del reflejo a un estímulo condicionado que se repite cierto número de veces sin refuerzo, se le puede llamar apropiadamente *extinción experimental del reflejo condicionado*. Este término tiene la ventaja, que no implica hipótesis alguna en cuanto al exacto mecanismo de producción del fenómeno.

Antes de seguir adelante, deberemos hacer algunas observaciones referentes a la terminología que deberá emplearse. Antiguamente, nosotros hicimos una distinción entre reflejos condicionados

naturales y artificiales, siendo los primeros los que aparecen espontáneamente y como resultado de una asociación natural, por ejemplo, la vista y el olor de la comida, con el acto mismo de comer, o la introducción de soluciones ácidas o repugnantes, con las mismas sustancias en sí, mientras que los reflejos artificiales son aquellos formados por la asociación artificial de estímulos que de ordinario nada tienen que ver con la comida o con las sustancias ácidas o repugnantes que se le da al perro o perros de experimentación. Actualmente sabemos, sin embargo, que no existe la más pequeña diferencia entre todos estos reflejos. Hago mención aquí de este hecho, porque los numerosos experimentos de nuestro primer período fueron realizados con reflejos condicionados naturales, y de ellos daremos varios ejemplos en la presente lección. Todos los estímulos numerosos que nosotros utilizamos actualmente en nuestros experimentos, son de la mayor importancia, porque ellos son fácilmente reproducibles, regular y exactamente, porque se pueden comprobar fácilmente, y porque pueden ser aplicados para comprobar la justeza de nuestra concepción del mecanismo por el cual, los reflejos condicionados se forman. Actualmente, los estímulos artificiales son de la mayor importancia, por el vasto campo de investigación, que ellos han desarrollado ante nosotros, y porque últimamente, han proporcionado el material más importante para nuestra investigación.

La marcha de la extinción experimental está sujeta a menudo a fluctuación. Las fluctuaciones de una curva suave pueden ser debidas a factores externos e internos. Para obtener una curva suave de extinción de un reflejo condicionado, es necesario mantener el estímulo condicionado, sin refuerzo y rígidamente constante en carácter e intensidad, como asimismo deben permanecer constantes todas las condiciones exteriores experimentales. Pueden suceder amplias fluctuaciones en reflejos que sufran la extinción experimental en el caso de estímulos condicionados, por ejemplo, la presentación de la comida al animal, ya de cerca, ya de lejos, bien inmóvil, o bien con movimientos, aunque sean imperceptibles, trae aparejada una gran fluctuación de ascenso o de descenso en el reflejo que se extingue. Con un estímulo condicionado artificial, por otra parte, es fácil obtener una exacta repetición del estímulo y una exacta constancia en su acción, alejándose así esa causa de fluctuación.

En lo que se refiere a las variaciones en las condiciones expe-

rimentales, es natural pensar que cualquier cambio en las circunstancias exteriores, tales como la introducción de cualquier extraestímulo intenso, produciría una inhibición interna que afectaría la suavidad de la curva de extinción experimental. Tal estímulo intenso hace disminuir bruscamente todos los reflejos condicionados, incluyendo los reflejos que sufren la extinción; pero el reflejo reaparece cuando el estímulo perturbador se elimina.

Son también del mayor interés los efectos de los extraestímulos de pequeña intensidad. Tales estímulos producen una debilidad temporal, no del reflejo, sino de los progresos de la extinción experimental. Un ejemplo de ello lo podemos ver en la quinta repetición del estímulo condicionado, en el ejemplo dado anteriormente. La variación de la reacción de 5 a 7 gotas coincidió, indudablemente, con alguna pequeña alteración producida por el auditorio. Este efecto del extraestímulo de pequeña intensidad, es de la mayor importancia para la fisiología de los hemisferios, y volveremos sobre ello en esta misma lección.

Pero incluso con estímulos de intensidad constante, y en las mismas condiciones experimentales, también pueden observarse fluctuaciones en la curva de la extinción experimental. Estas fluctuaciones son de carácter rítmico, y, evidentemente, son debidas a factores internos. Estos factores afectan directamente al proceso nervioso que se desarrolla en la extinción experimental, y ejemplos de ello nos encontraremos con frecuencia en el curso de nuestro trabajo.

La rapidez de la extinción, medida por el tiempo durante el cual un estímulo dado debe ser aplicado a intervalos regulares antes de que el reflejo llegue a cero, depende de numerosas circunstancias. Atendamos primeramente a las particularidades individuales de la organización nerviosa del animal. Bajo las mismas condiciones externas, en ciertos animales se extinguen rápidamente los reflejos condicionados, mientras que en otros, esta extinción se hace con mucha lentitud. Esto está estrechamente relacionado con el carácter general del sistema nervioso del animal. En perros excitables, vivarachos, los reflejos se extinguen con lentitud, mientras que en los animales tranquilos, pacíficos, los reflejos se extinguen con rapidez.

Claramente resulta de aquí, que es de la mayor significación, el grado de elaboración a que ha llegado un reflejo. Un reflejo esta-

blecido recientemente, puede sufrir la extinción con mayor rapidez y facilidad que uno establecido con anterioridad, y, por tanto, más firmemente arraigado. La rapidez de la extinción depende también, en gran medida, de la intensidad del reflejo absoluto que sirvió para elaborar el condicionado.

El siguiente experimento del Dr. Babkin es del mayor interés en lo que se refiere a este asunto. El reflejo absoluto despertado en el perro por la introducción en su boca de una determinada cantidad de extracto de cuasia al 1 por 100, produce, en un término medio de 10 experimentos, la cantidad de 1,71 cc. de secreción salival. Un reflejo condicionado, establecido sobre la base de este reflejo absoluto, produce 0,3 cc. durante un minuto de estimulación. Una cantidad determinada de una solución acuosa de ácido clorhídrico al 0,1 por 100, provoca en el mismo perro un reflejo absoluto, que en un promedio de cinco experimentos da 5,2 cc. de secreción salival. El correspondiente reflejo condicionado da 0,9 durante un minuto de estimulación. Los estímulos condicionados son naturales, y todas las demás condiciones se mantienen constantes en el experimento. El cuadro siguiente ilustra la extinción experimental en cada uno de los dos reflejos condicionados en este animal.

Extinción del reflejo condicionado al ácido clorhídrico. Secreción de saliva en cc durante un minuto.	Extinción del reflejo condicionado al extracto de cuasia. Secreción de saliva en cc. durante un minuto.
1,00 cc.	0,55 cc.
0,60 »	0,10 »
0,40 »	0,00 »
0,50 »	
0,15 »	
0,20 »	
0,10 »	
0,00 »	

Otro factor importante, al determinar el plazo de extinción, es la longitud de la pausa entre sucesivas repeticiones del estímulo sin refuerzo. Cuanto menor es el intervalo, en tanto menor período de tiempo se obtiene la extinción definitiva del reflejo, y, en su mayor parte, con menor número de repeticiones, y al contrario.

El experimento siguiente del Dr. Babkin ilustra lo que acabamos de decir.

El estímulo condicionado se estableció por medio de polvos de

carne que se presentaron al perro a intervalos de un minuto. El estímulo fué repetido varias veces sucesivas y no fué reforzado. Las cinco series de extinciones fueron realizadas en el mismo animal y en el mismo día. En los intervalos de estas extinciones descansaba el perro, y el reflejo fué reforzado dando de comer al animal polvo de carne.

Estímulo aplicado a intervalos de dos minutos

TIEMPO	Cantidad de saliva segregada durante un minuto en cc.
11 h 46′	0,6
11 » 49′	0,3
11 » 52′	0,1
11 » 55′	0,2
11 » 58′	0,15
12 » 01′	0,0

Estímulo aplicado a intervalos de cuatro minutos

12 h 10′	0,7
12 » 15′	0,4
12 » 20′	0,3
12 » 25′	0,1
12 » 30′	0,0

Estímulo aplicado a intervalos de ocho minutos

1 h 47′	0,4
1 » 56′	0,3
2 » 05′	0,2
2 » 14′	0,15
2 » 25′	0,1
2 » 32′	0,2
2 » 41′	0,0

Estímulo aplicado a intervalos de 16 minutos

3 h 25′	0,6
3 » 40′	0,6
3 » 57′	0,5
4 » 14′	0,3
4 » 31′	0,1
4 » 48′	0,2
5 » 05′	0,1
5 » 22′	0,1

Estímulo aplicado a intervalos de dos minutos

5 h 27′	0,6
5 » 30′	0,5
5 » 33′	0,3
5 » 36′	0,2
5 » 39′	0,1
5 » 42′	0,05
5 » 45′	0,0

En resumen:

a intervalos de 2 minutos la extinción fué obtenida en 15 minutos.
» » 4 » » » » 20 »
» » 8 » » » » 54 »
» » 16 » » » » incompleto en dos horas.
» » 2 » » » » 18 minutos.

La condición final que influencia el plazo de extinción experimental es el número de veces que el reflejo dado ha sido sometido a extinción en el mismo animal. Después de cada extinción de un reflejo condicionado, el número de estímulos condicionados requeridos para producir la próxima extinción experimental es menor, hasta que, al final, en algunos perros, una reacción cero resulta, de la simple aplicación de un estímulo condicionado no reforzado.

Una circunstancia de interés especial es que la extinción experimental no sólo se manifiesta en una debilitación del reflejo condicionado particular que está sujeto directamente a la extinción (extinción primaria), sino también en una debilitación de otro reflejo no sujeto directamente a la extinción (extinción secundaria). Este último fenómeno envuelve, no sólo a aquellos reflejos condicionados que fueron basados sobre un reflejo absoluto común con el reflejo primeramente extinguido (reflejos condicionados homogéneos), sino también a aquellos que fueron basados sobre un reflejo absoluto diferente (reflejos condicionados heterogéneos). Algunas veces la extinción secundaria llega a tal grado, que alcanza a algún reflejo absoluto. Este último caso es ilustrado por el siguiente experimento del Dr. Perelzweig:

Una cantidad determinada de ácido clorhídrico produce, como término medio en un perro, una secreción salival de 6 cc. Después de varias extinciones del correspondiente reflejo de defensa, en el que el estímulo condicionado fué táctil, la aplicación del ácido no produjo más que 3,8 cc. Resultados más notables fueron obteni-

dos en relación con la extinción secundaria del reflejo condicionado homogéneo, lo cual ha sido investigado por nosotros muy detalladamente.

En todo caso de extinción secundaria, el grado a que llega la extinción experimental primaria es de la mayor importancia. Una extinción experimental primaria de un reflejo condicionado que se lleva hasta sus últimas etapas, borra o atenúa las pequeñas diferencias entre las extinciones secundarias de los diferentes reflejos condicionados; pero una extinción primaria que es conducida tan sólo hasta grados moderados, deja aquellas pequeñas diferencias bien pronunciadas. Se ha comprobado, siempre que las demás condiciones permanezcan iguales, que la medida en que un reflejo condicionado homogéneo sufre la extinción está determinada por su intensidad fisiológica relativa. La intensidad de un reflejo depende, a su vez, de su antigüedad, del número de veces que haya sido avivado por refuerzos y por la longitud de las pausas de estos refuerzos. La extensión de la extinción secundaria depende de cuán a menudo el reflejo haya sido sometido previamente a extinción experimental y de si ha sido o no reforzado inmediatamente antes de que la extinción primaria haya comenzado.

Cuanto mayor sea la intensidad del reflejo condicionado comparado con el reflejo que ha sido sometido a la extinción primaria, tanto menor es la extinción secundaria sufrida; y, por otra parte, si el reflejo más intenso es sometido a extinción experimental primaria, el reflejo condicionado más débil sufre la extinción secundaria completa.

He aquí los experimentos del Dr. Babkin concernientes a este sujeto:

TIEMPO	Excitadores condicionados.	Secreción salival en gotas durante 30 segundos.	
3 h 24'	Golpes de metrónomo	5	Todas las excitaciones reforzadas por ácido.
41'	Campanilla	8	
4 » 05'	Excitación mecánica de la piel.	4	
41'	Golpes de metrónomo	12	
51'	Campanilla	15	

En un perro se han establecido tres reflejos condicionados al ácido; uno, dependiendo del sonido de una campanilla; el segundo,

del sonido del metrónomo, y el tercero, del estímulo táctil de la piel. Todos los estímulos condicionados fueron realizados durante treinta segundos. El primer experimento demostró la relativa intensidad de los reflejos.

EXPERIMENTO DE LA EXTINCIÓN. INTERVALO DE TRES MINUTOS.

TIEMPO	Excitadores condicionados.	Secreción salival en gotas durante 30 segundos.	
12 h 07'	Golpes de metrónomo	15	
10'	» »	7	
15'	» »	5	
16'	» »	6	
19'	» »	5	No todas las excitaciones se refuerzan.
12 » 22'	» »	2 1/2	
25'	» »	0	
28'	» »	0	
31'	Excitación mecánica de la piel	0	
34'	Golpes de metrónomo	0	
37'	Campanilla	2 1/2	

En la extinción primaria del reflejo condicionado de mediana intensidad, el reflejo táctil débil fué completamente extinguido, mientras que el reflejo más intenso (la campanilla) fué todavía parcialmente activo. Estos resultados fueron corroborados por experimentos ulteriores, en los que se invirtió el orden de comprobación de los reflejos extinguidos secundariamente.

La misma dependencia entre el grado de extinción y la intensidad del reflejo condicionado se halla cuando el reflejo condicionado que sufre la extinción es establecido a un estímulo complejo compuesto de distintos elementos, que pueden ser aplicados simultánea o independientemente. La extinción primaria del reflejo al estímulo complejo va siempre acompañada de la extinción secundaria de los reflejos a sus componentes individuales. Suponiendo que hay dos componentes de igual intensidad fisiológica, la extinción primaria de uno conduce a la extinción secundaria simultánea del otro, mientras que el reflejo al estímulo complejo está, de ordinario, considerablemente disminuído.

Sin embargo, cuando los dos componentes del estímulo complejo son de distinta intensidad, la extinción primaria del reflejo más

intenso conduce a la extinción completa del reflejo al componente más débil, mientras que la extinción del más débil conduce sólo a una debilitación parcial del reflejo al componente más intenso. La extinción primaria del reflejo más intenso conduce también a la extinción completa del reflejo al estímulo complejo. La cuestión de la interrelación entre los diferentes componentes individuales en un estímulo complejo se discutirá en una lección próxima.

Mientras tanto, nosotros debemos intentar hallar una interpretación correcta del fenómeno de la extinción experimental, y a este respecto prestaremos atención a un caso en el que el más débil de dos componentes en un reflejo condicionado es obscurecido por el más intenso y cuando el más débil se ensaya separadamente no produce efecto reflejo positivo. Cuando en tal caso el estímulo más débil es aplicado sólo varias veces sin refuerzo, resulta, no obstante, una extinción no sólo del reflejo al estímulo más intenso, sino también del reflejo al estímulo complejo. Un experimento del doctor Perelzweig puede ser tomado para ilustrar este punto.

Un reflejo condicionado se establece sobre la base del reflejo de defensa al ácido. Los componentes individuales del estímulo complejo son un estímulo táctil y un estímulo térmico a 0° C. El animal es estimulado simultáneamente por el estímulo complejo y por sus componentes separadamente. En todos los casos el estímulo es aplicado durante un minuto.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Secreción de saliva en centímetro cúbico.	
12h 0'.	Complejo	1,0	Se refuerzan todas las excitaciones.
25'.	Idem.	1,0	
55'.	Idem.	1,4	
2» 77'.	Temperatura.	0,0	No se refuerzan todas las excitaciones.
80'.	Idem.	0,0	
55'.	Idem.	0,0	
3» 25'.	Mecánico	0,0	
40'	Complejo	0,05	Se refuerzan todas las excitaciones
4» 05'.	El mismo	1,0	
25'.	Mecánico	1,0	

Este experimento demuestra que la aplicación del componente térmico, que por sí mismo es inefectivo, conduce, cuando se repite tres veces sin refuerzo, a la extinción completa secundaria del com-

ponente táctil más intenso y a una extinción prácticamente completa del reflejo al estímulo complejo.

Hasta aquí, al referir el grado de extinción, nosotros hemos hablado solamente de la extinción como parcial o como completa, pero ahora extenderemos nuestra concepción. No sólo debemos hablar de extinción parcial o de extinción completa, sino que nos debemos hacer cargo que la extinción puede proseguir más allá del punto de reducción de un reflejo a cero. No podemos, por consiguiente, juzgar el grado de extinción sólo por la magnitud del reflejo o por su ausencia, teniendo en cuenta que puede haber aún una extinción silenciosa más allá del cero. Lo que acabamos de decir se basa sobre el hecho de que la continua repetición de un estímulo extinguido hasta el cero del reflejo positivo, profundiza aún más la extinción. Esta extensión de nuestra concepción sirve para dilucidar completamente el experimento descrito y explica por qué el componente térmico aparentemente inactivo, cuando se somete a la extinción experimental, conduce a una tan profunda extinción secundaria del componente táctil más intenso. De aquí resulta evidente la importancia de considerar el grado de extinción en todos los experimentos. El método de considerar el grado de extinción, cuando vaya más allá del cero, será explanado en relación con la cuestión que será discutida en seguida.

Nosotros consideraremos qué es lo que acontece a los reflejos condicionados después de haber sido sometidos a la extinción experimental, e inquiriremos si vuelven de nuevo a recobrar su intensidad original. El reflejo extinguido se restablece por sí mismo sin la menor intervención por parte del operador, recobrando su intensidad al cabo de algún tiempo. Esto no se aplica, desde luego, a los reflejos débiles recién formados; pues tales reflejos, siendo débiles e inconstantes, requieren, para recobrar su intensidad, nuevos refuerzos, después de la extinción, por su combinación con el reflejo absoluto. Así, pues, todos aquellos reflejos condicionados que han sido establecidos por completo, invariable y espontáneamente retornan, tarde o temprano, a su primitiva intensidad. Lo que acabamos de decir proporciona un método para determinar la profundidad de la extinción, pues ésta se mide, suponiendo iguales todas las demás condiciones, por el tiempo que se necesita para volver a su primitiva intensidad un reflejo extinguido. Este intervalo es muy diferente, según los reflejos, desde unos minutos hasta

varias horas. A continuación exponemos algunos experimentos para ilustrar lo que acabamos de decir. El primero es un experimento del Dr. Babkin:

Presentación de polvo de carne a corta distancia y a intervalos de tres minutos.

TIEMPO	Secreción de saliva en cent. cúb.
11 h 33'	1,0
» 36'	0,6
» 39'	0,3
» 42'	0,1
» 45'	0,0
» 48'	0,0
Interrupción de dos horas.	
1 h 50'	0,15

Otro experimento (de los trabajos de M. J. Eliasson).

Presentación de polvo de carne, cada diez minutos, sin refuerzo.

TIEMPO	Secreción de saliva en gotas.
1 h 42'	8
52'	5
2 » 2'	0
Interrupción de 20 minutos.	
2 h 22'	7

Nuestro experimento de hoy sobre extinción los hemos detenido veintitrés minutos. Probamos otra vez con los golpes de metrónomo, y obtenemos:

Período latente.	Secreción de saliva en gotas.
5'	6

En vez de este resultado habíamos obtenido antes:

Período latente	Secreción de saliva en gotas.
15'	5

Esto quiere decir que ha sucedido el restablecimiento espontáneo en cierto grado.

La gran diferencia en la rapidez de la restauración del reflejo extinguido depende de cierto número de factores. El factor más importante es el grado de la extinción precedente. También juega un importante papel el carácter individual del animal y el tipo especial de su organización nerviosa. Otro factor es la intensidad del reflejo que ha sido sometido a la extinción, y además, si ésta ha sido repetida más o menos frecuentemente. En todo caso es posible acelerar la restauración del reflejo condicionado extinguido. Para este fin se necesita, simplemente, aplicar el estímulo absoluto, sobre el que ha sido edificado el reflejo condicionado, bien aisladamente o bien junto con el estímulo condicionado extinguido.

Este método produce una restauración más o menos rápida, según que el reflejo condicionado haya sido extinguido a un grado mayor o menor. Si la extinción no ha sido llevada muy lejos, una simple aplicación del estímulo absoluto es a menudo suficiente para restaurar el reflejo en toda su intensidad; pero si la extinción ha sido muy profunda, entonces se necesita de repetidos refuerzos para obtener éxito.

Este medio de acelerar la recuperación del reflejo extinguido proporciona otro método de medir la profundidad de la extinción. La cuestión de si la aceleración en la recuperación de un reflejo condicionado extinguido es mayor cuando el reflejo absoluto es aplicado aisladamente o cuando es aplicado en forma de refuerzo, no puede ser discutida ahora, pues necesita una ulterior investigación (véase lección 22).

Toda esta descripción de hechos acerca de la extinción habrá parecido fastidiosa a causa de la falta de uniformidad. Esto, no obstante, ella ha servido para resolver gradualmente la importante cuestión de la naturaleza íntima del fenómeno de la extinción experimental. Después de haber descartado una y otra interpretación, hemos llegado a la conclusión de que el fenómeno de la extinción hay que considerarlo como una forma especial de la inhibición. Que esto no puede ser considerado como una destrucción irreparable del reflejo condicionado, debido a la disrupción de las conexiones nerviosas respectivas, resulta evidenciado por el hecho de que los reflejos extinguidos espontáneamente se regeneran en el curso del tiempo.

Otra posible explicación, sugestiva por sí misma, sería que la extinción fuese debida a una simple fatiga del aparato neuro secre-

torio que tome parte en el reflejo. Pero esta explicación debe también ser desechada, teniendo en cuenta que los elementos secretorios de la glándula no se fatigan, pues ellos formando saliva aun cuando el experimento se continúe durante mucho tiempo.

Por otra parte, la restauración de un reflejo extinguido se acelera grandemente por la aplicación del estímulo absoluto, obteniéndose una mayor actividad de la glándula, aun cuando el reflejo se haya extinguido profundamente. Tampoco puede tratarse de fatiga de los centros nerviosos del reflejo secretor. Creo que es suficiente recordar el experimento del reflejo condicionado al estímulo complejo, compuesto de dos elementos: uno táctil y otro térmico. El estímulo térmico, el más débil, no podría por sí mismo producir el más pequeño efecto positivo, aun cuando de ningún modo la más pequeña repetición diera lugar a la extinción del estímulo táctil más intenso e incluso del estímulo complejo en sí mismo.

La extinción del estímulo térmico inefectivo no fué acompañada de ninguna clase de actividad positiva de los elementos nerviosos, y resulta difícil comprender qué parte del sistema nervioso central sufre la fatiga sin previa actividad. Además, si admitimos la posibilidad de alguna fatiga en los centros nerviosos, nosotros esperaríamos solamente la fatiga del reflejo al estímulo térmico; pero hallamos también una extinción del reflejo al estímulo táctil que no entró en actividad en ningún momento durante la repetición del estímulo de los receptores térmicos. De esta manera, por un proceso de eliminación, nos vemos forzados a la conclusión de que la extinción experimental está basada sobre la inhibición, y así, a la vista de esta conclusión, todos los hechos que hemos descrito resultan perfectamente inteligibles.

Las fluctuaciones rítmicas espontáneas, observadas a veces, en los reflejos durante el proceso de extinción experimental, pueden ser ahora fácilmente explicadas como una manifestación de la pugna que tiene lugar entre el proceso nervioso de excitación y de inhibición antes de alcanzar el dominio. De la misma manera resulta fácil comprender la parte que juega la individualidad del animal.

Nosotros hemos observado, cuán rara vez los procesos inhibitorios son de la misma intensidad en dos personas, y numerosos ejemplos de ello iremos dando en el curso de nuestras lecciones. Resulta evidente que cuanto más vigoroso sea un reflejo condicionado, o, en otras palabras: cuanto más intenso sea el proce-

so excitador, tanto más intenso debe ser el proceso inhibidor para vencerlo, y, por consiguiente, tanto mayor número de repeticiones serán necesarias para llevar a cabo la completa extinción.

De nuevo se ve que la repetición de un estímulo condicionado no reforzado fué necesaria para producir una adición suficiente del postefecto inhibidor para la extinción completa experimental, y es razonable suponer que cuanto más cortos sean los intervalos entre las sucesivas repeticiones del estímulo, tanto más breve será el plazo para la obtención de la máxima inhibición. No es tampoco difícil de comprender que con la repetición de la extinción, ésta se producirá cada vez con mayor rapidez, puesto que la inhibición se facilita con la repetición, lo cual sabemos por la diaria observación de nosotros mismos y por la abundante comprobación experimental que iremos dando en el curso de estas lecciones.

La influencia ejercida por la extinción experimental sobre otros reflejos, incluyendo los absolutos, y los condicionados homogéneos y heterogéneos, puede ser considerada como el resultado de la propagación del proceso inhibidor desde el punto de su iniciación hasta la totalidad de la corteza de los hemisferios. Este proceso ocupará nuestra atención en una de las próximas lecciones.

Ahora consideraremos en detalle otro hecho importante que ha sido ya notado de paso, y es las frecuentes desviaciones observadas en la curva de la extinción experimental. Estas desviaciones representan súbitas variaciones de intensidad del reflejo que sufre la extinción y que dependen de la introducción de cualquier estímulo accidental. Cualquier sonido extraño que se produzca en la sala de experimentación da lugar a una rápida variación de intensidad del reflejo, y lo mismo ocurre con cualquier extraestímulo que se aplique de intención en el estudio de este fenómeno experimental.

Yo describiré, ante todo, una observación que permaneció por mucho tiempo sin explicación plausible. Un reflejo condicionado natural al polvo de carne que, como sabemos por los experimentos de control, después de la extinción recobra su valor inicial espontáneamente en un plazo de tiempo de media a una hora, es de nuevo extinguido hasta el cero. En este tiempo, antes de que el reflejo se recupere, se introduce en la boca del perro una débil solución ácida, y después de la terminación de la secreción producida por el

ácido (aproximadamente, cinco minutos), se presenta de nuevo polvo de carne a una corta distancia del animal, y el reflejo alimenticio queda restaurado de nuevo por completo.

A primera vista, la restauración acelerada del reflejo extinguido parece paradójica desde que nosotros sabemos que los reflejos condicionados positivos son siempre completamente específicos (un estímulo determinado evoca estrictamente una reacción también determinada); pero en este caso un estímulo a un reflejo alimenticio condicionado extinguido ha restaurado su completa intensidad por la simple aplicación de un estímulo a un reflejo absoluto heterogéneo, como es el reflejo de defensa al ácido.

Y no hay duda que si bien el componente secretor de los dos reflejos es efectuado a través de la misma glándula, ellos son, sin embargo, de naturaleza completamente distinta, pues el reflejo de defensa al ácido difiere por completo del reflejo alimenticio a la comida, tanto en lo que se refiere a la composición de la saliva segregada como en cuanto al carácter de la respuesta motriz. Sin intentar, por el momento, dar ninguna explicación, nosotros podemos señalar que lo que ocurre en esta observación es una súbita eliminación por un reflejo extraño del proceso inhibidor establecido por la extinción experimental.

El grupo total de casos reseñados tiene un hecho común. En todos ellos el apartamiento de la inhibición es sólo temporal y no persiste más largo tiempo que el estímulo extraño responsable del apartamiento de la inhibición y de su efecto ulterior.

A este respecto es interesante hacer mención del desacuerdo que surgió entre los miembros de nuestro laboratorio ante el hecho del efecto restaurador del ácido sobre un reflejo condicionado alimenticio. Algunos de nuestros colaboradores admitían este efecto restaurador, mientras que los otros lo negaban. Sin embargo, la experimentación demostró que ambos bandos tenían razón. La causa de la discrepancia fué puesta en claro por las investigaciones del Dr. Zavadsky. La causa de todo ello estribaba en que las condiciones de experimentación no eran completamente idénticas. Los que aceptaban el efecto restaurador habían ensayado el reflejo alimenticio condicionado, extinguido inmediatamente o sólo pocos momentos después en que la secreción salival, en respuesta al ácido había cesado, mientras que los otros habían realizado esta comprobación cuando había pasado un intervalo

considerable de tiempo. Teniendo en cuenta esta diferencia, el doctor Zavadsky reunió en un solo experimento los resultados de los dos bandos.

He aquí los experimentos a que nos referimos:

TIEMPO	Excitador.	SECRECIÓN DE LA SALIVA EN GOTAS	
		De la glándula submaxilar.	De la glándula parótida.
2 h 28'. . . .	Polvo de carne a distancia en el curso de 1'	16	12
40'. . . .	Idem, íd	9	6
52'. . . .	Idem, íd.	7	4
3 » 5'. . . .	Idem, íd.	5	2
18'. . . .	Idem, íd.	0	0
20'. . . .	Se vierte en la boca del perro la disolución ácida.		
La segregación de la saliva del perro se suspendió a las 3 h 25' 50''.			
3 » 51'. . . .	Polvo de carne a distancia en el curso de 1'	1	0

El intervalo de tiempo entre el final de la secreción producida por el ácido y la subsiguiente comprobación del reflejo extinguido, fué en el experimento anterior de siete minutos y diez segundos.

TIEMPO	Excitador.	SECRECIÓN DE SALIVA EN GOTAS	
		De la glándula submaxilar.	De la glándula parótida.
54'. . . .	Come el perro polvo de carne durante 1'		
46'. . . .	Polvo de carne a distancia en el curso de 1'.	10	8
3 h 47'. . . .	Come el perro polvo de carne durante 1'		
4 » 5'. . . .	Polvo de carne a distancia en el curso de 1'.	9	7
15'. . . .	Idem, íd.	7	6
25'. . . .	Idem, íd.	4	3
35'. . . .	Idem, íd.	1	0
45'. . . .	Idem, íd.	0	0
51'. . . .	Se vierte en la boca del perro disolución ácida		
La segregación de la saliva se interrumpe a las 4 h 54' 20''.			
55'. . . .	Polvo de carne a distancia en el curso de 1'	7	5

El intervalo de tiempo entre el final de la secreción producida por el ácido y la subsiguiente comprobación del reflejo extinguido, fué en este experimento de cuarenta segundos.

Siete minutos después que la secreción salival al ácido hubo cesado, la restauración del reflejo alimenticio condicionado fué mínima, pues sólo una glándula demostró alguna actividad. Cuando, por el contrario, el reflejo fué comprobado sólo cuarenta segundos después que la secreción salival al ácido hubo cesado, entonces pudo encontrarse una restauración considerable del reflejo alimenticio condicionado en ambas glándulas.

Por estos y similares experimentos, la naturaleza temporal de la restauración de un reflejo extinguido en respuesta de otro estímulo extraño fué demostrada fácilmente. El efecto restaurador, no sólo fué limitado a la administración del ácido, sino que también fué producido por otros estímulos extraños. Otro ejemplo del doctor Zavadsky ilustra este caso. El experimento fué realizado con otro perro (1).

TIEMPO	Excitador.	SECRECIÓN DE SALIVA EN GOTAS	
		De la glándula parótida.	De la glándula submaxilar.
1 h 55'. . . .	Polvo de carne a distancia durante 1'	11	7
58'. . . .	Idem, íd.	4	2
2 » 3'. . . .	Idem, íd.	0	0
8'. . . .	El mismo, más excitación mecánica de la piel	5	1
15'. . . .	El mismo, más un golpe debajo de la mesa	2	1
18'. . . .	Idem, íd.	0	0
20'. .	Entro en la habitación, hablo y salgo al cabo de 2'		
25'. . . .	Idem, íd.	5	2
28'. . . .	Idem, íd.	0	0

Este experimento no deja lugar a duda de que el reflejo condicionado alimenticio extinguido es restaurado por la presencia del

(1) Con anterioridad a este experimento, se demostró repetidamente que ni el estímulo táctil ni el auditivo, ni la entrada del profesor Pavlov en la sala de experimentación produjo ningún efecto secretorio.

extraestímulo (táctil y auditivo) y por su post-efecto (post-efecto del estímulo de mi entrada en la sala).

En todos los experimentos que hemos descrito hasta aquí, la restauración del reflejo extinguido dura sólo unos pocos minutos, dependiendo ello de la duración del extraestímulo y de su post-efecto. En el caso, sin embargo, de ciertos extraestímulos especiales, ya mencionados en conexión con la inhibición externa, estímulos que son de naturaleza prolongada, el efecto restaurador es percibido en todo el curso de la extinción experimental, que no es, sin embargo, suavemente progresiva y que tampoco conduce al nivel 0 del reflejo.

Vamos a discutir otra observación importante que se refiere al mismo punto. En todo el curso de nuestros trabajos hemos observado muchas veces la coexistencia de algunos reflejos diferentes, conduciendo a una interacción entre ellos, de la que resulta el predominio de uno o de otro reflejo o su mutua neutralización. Así, si se hace de un estímulo táctil de la piel el estímulo a un reflejo condicionado, sucede con frecuencia que nos vemos sorprendidos con una interferencia de la respuesta refleja absoluta al estímulo condicionado en sí mismo en forma del reflejo de rascarse o de sacudirse, por lo que resulta imposible obtener un reflejo condicionado mecánico cutáneo justo y constante. Lo mismo sucede con ciertos tonos musicales altos que provocan en algunos perros bruscas reacciones motrices negativas. Todos estos estímulos absolutos poderosos ejercen una influencia inhibitoria externa que constantemente interfiere con todos los reflejos condicionados positivos. Pero es obvio, que estos persistentes extrarreflejos ejercerán una influencia perturbadora todavía más poderosa sobre el curso normal del proceso inhibidor sometido a la extinción, teniendo en cuenta que la inhibición es en todos los respectos más lábil que la excitación. Ejemplos de esta clase y su detenido examen se darán en otra lección. Todo lo dicho en esta lección permite considerar la restauración temporal del reflejo que se extingue o que ya se ha extinguido, como fundado en el alejamiento del proceso inhibidor. Nosotros describimos este fenómeno como un fenómeno de *desinhibición*, término que usaremos en lo futuro cuando queramos denotar un temporal alejamiento de la inhibición.

La cuestión que hemos de discutir ahora es la de si existe alguna distinción entre el caso de la restauración de un reflejo condi-

cionado extinguido, resultante de una reciente aplicación del estímulo absoluto apropiado y el caso que hace poco hemos denominado con el término *desinhibición*. Nuestros experimentos demuestran que, indudablemente, tal distinción existe. En el primer caso, cuando la restauración es efectuada por el estímulo especial absoluto fundamental del reflejo que ha sufrido la extinción, tal restauración es permanente. En el segundo caso, sin embargo, cuando la restauración es efectuada bajo la influencia de algún estímulo extraño, tal restauración es sólo temporal. En cuanto a lo que se refiere a la razón fundamental de esta diferencia, es muy difícil o aun imposible formarse una idea clara en el estado actual de nuestros conocimientos, basados sobre pruebas experimentales. Sin embargo, no hay duda de que en el primer caso precisamente, como ya ha sido demostrado en el segundo, se trata del apartamiento de la inhibición. Ninguna hipótesis de una destrucción irreparable del reflejo condicionado en el proceso de la extinción experimental es posible sostener por el momento, teniendo en cuenta que en cada caso de extinción, el reflejo invariablemente se restaura espontáneamente en un plazo más o menos largo.

La cuestión de la diferencia en el modo de restauración en estos dos casos, probablemente es mucho más profunda envolviendo la naturaleza íntima del proceso nervioso fundamental de la desinhibición. En lo que concierne al mecanismo nervioso de la desinhibición, no podemos al presente aproximarnos a ninguna concepción fundamental, teniendo en cuenta que todavía conocemos nosotros muy poco de la naturaleza real del proceso inhibidor, del proceso excitador y de sus mutuas relaciones. Me parece, sin embargo, que debemos dirigir nuestra atención sobre un importante hecho que repetidamente nos reclama. Hemos visto que el mismo extraestímulo que cuando provoca un reflejo extraño intenso produce inhibición externa del reflejo condicionado positivo, produce, cuando su efecto es débil, desinhibición del reflejo condicionado que sufre la extinción. Muchos ejemplos de éstos aparecerán en la próxima lección. Así, nosotros tenemos justificación el considerar la desinhibición como *una inhibición de otra inhibición*. Por esto no pretendemos, sin embargo, explicar el mecanismo fundamental de la desinhibición.

De esta manera, el resultado de la discusión de los hechos experimentales descritos en esta lección, pueden ser concretados de

la siguiente manera: Un estímulo a un reflejo condicionado positivo puede, bajo ciertas condiciones definidas, ser transformado en un estímulo para un reflejo condicionado inhibidor o negativo; esta transformación es justamente rápida, suave y progresiva. Resulta obvio, sin embargo, que en nuestro estudio ulterior de la función de los hemisferios cerebrales, tendremos necesariamente que tratar, no sólo con reflejos condicionados positivos, sino también con inhibidores o negativos.

LECCIÓN 5.ª

Inhibición interna.

(Continuación)

b) Inhibición condicionada

La cuarta lección fué dedicada enteramente al estudio del primer tipo de inhibición interna que hemos llamado *extinción experimental*. En la extinción, el estímulo condicionado positivo se transforma temporalmente en uno negativo o inhibitorio, por el simple método de la repetición en varias veces, sin refuerzo y de un modo sucesivo. En la lección presente consideraremos el segundo tipo de inhibición interna, que ha sido también investigado con sumo detalle.

El método de experimentación es como sigue. Un estímulo condicionado positivo se establece firmemente en un perro por medio de las repeticiones usuales con refuerzo. Ahora se adiciona, ocasionalmente, un nuevo estímulo, y siempre que la combinación es aplicada, que puede ser a intervalos de horas o de días, no se acompaña nunca de estímulo absoluto. De esta manera, la combinación se hace gradualmente inefectiva, así que el estímulo condicionado, cuando se aplica en combinación con el estímulo adicional, pierde su efecto positivo y aplicado sólo, y con constante refuerzo retiene su poder.

Nosotros nos hemos acostumbrado a designar este fenómeno con el nombre de *inhibición condicionada*, si bien este nombre no es especialmente apropiado, teniendo en cuenta que el desarrollo de la extinción experimental está sujeta también a las mismas rígidas condiciones. El uso de este término sólo puede ser justificado por consideraciones históricas. Teniendo en cuenta que, en este caso, se trata de una participación de un estímulo adicional, la totalidad

del fenómeno fué confundida al principio con la inhibición externa. Fué sólo más tarde cuando su carácter de inhibición interna, como distinta de la externa fué establecido, cuando se adicionó el prefijo *condicionada*. Como demostraremos más tarde, esta forma de inhibición puede ser más propiamente calificada de *inhibición diferencial*.

El proceso de desarrollo de la inhibición condicionada presenta especial interés. Al ilustrar la variada complejidad del fenómeno de que tenemos que tratar, se demuestra al mismo tiempo el valor del método experimental, que proporciona un medio satisfactorio para el análisis de este complejo en sus principios generales simples. Por esta razón, discutiremos, con el mayor detalle, todo lo referente a la inhibición condicionada.

El primer punto de importancia es el establecimiento de la inhibición condicionada y su dependencia de las relaciones de tiempo entre las aplicaciones de dos estímulos en la combinación inhibidora. La inhibición condicionada se desarrolla con facilidad en todos aquellos casos en que la duración del estímulo positivo sobrepasa al del estímulo adicional. En nuestros experimentos es corriente poner en marcha el estímulo adicional unos pocos segundos (de tres a cinco) antes que el estímulo positivo. Si, por otra parte, el estímulo adicional se separa tan pronto como el estímulo positivo es aplicado, de modo que los dos estímulos nunca coincidan, el desarrollo de la inhibición condicionada puede ser de considerable dificultad y acompañada de inquietud y de variadas reacciones de defensa del animal. Finalmente, si se introduce una pausa de varios segundos entre la terminación del estímulo adicional y el comienzo del estímulo positivo, no se desarrolla ninguna inhibición. Por el contrario, en la mayoría de los casos, cuando la pausa se extiende hasta unos diez segundos, el estímulo adicional, por sí mismo, adquiere las propiedades de un estímulo positivo. Esto ha sido ya tratado como método general de formación de reflejos condicionados positivos de segundo orden. Sólo con el empleo de un estímulo adicional muy poderoso, como el sonido de una bocina de automóvil, la inhibición condicionada puede desarrollarse, aun con una pausa de veinte segundos. Un ejemplo del Dr. Frolof sirve para ilustrar este caso:

Se hizo actuar una bocina de automóvil durante diez segundos, y, después de una pausa de otros diez segundos, se aplicó el estí-

mulo alimenticio condicionado, consistente en el sonido del metrónomo. La primera aplicación no disminuyó la magnitud de la reacción refleja. Sin embargo, cuando la misma combinación fué repetida diferentes veces, sucesivamente y siempre sin refuerzo, el reflejo comenzó gradualmente a disminuir. Esta disminución persistió, aun cuando se alargara la pausa veinte segundos.

EXPERIMENTO DE 28 DE DICIEMBRE DE 1924.

La bocina de automóvil se aplica solamente la segunda vez.

TIEMPO	Excitador.	Duración de la excitación.	Segregación de saliva en gotas
1 h 41'	Metrónomo	30"	9
46'	Bocina de auto	10"	0
	Pausa	20"	0
	Metrónomo	30"	6

EXPERIMENTO DE 21 DE NOVIEMBRE DE 1924.

La bocina de automóvil se aplica a la 13.ª vez.

TIEMPO	Excitador.	Duración de la excitación.	Segregación de saliva en gotas
1 h 58'	Metrónomo	30"	8,5
2 » 9'	Bocina de auto	10"	0
	Pausa	20"	0
	Metrónomo	30"	1

Así, vemos que el intervalo de tiempo requerido para producir, una inhibición condicionada, o alternativamente un reflejo condicionado positivo de segundo orden, varía según la intensidad del estímulo adicional. Esta contingencia de la significación del estímulo adicional sobre las relaciones de tiempo, es interesante como prueba de una lucha entre los procesos antagónicos de excitación e inhibición.

La siguiente interpretación de la completa diferencia en el carácter final, atribuído al estímulo adicional bajo unas diferencias tan pequeñas en las condiciones experimentales, parece concordar con los resultados experimentales. Cuando el estímulo adicional o su huella reciente en los hemisferios coincide con la acción del estímulo positivo, resultará una especie de fusión fisiológica del

efecto del estímulo, formando como una especie de nuevo excitador, en parte, similar, y en parte, diferente al del excitador condicionado.

Veremos en la 7.ª lección que, en respuesta a estímulos muy conexos, tales como tonos vecinos o estímulos táctiles de lugares adyacentes de la piel, se producen los mismos resultados que en el desarrollo de la inhibición condicionada. Si a un estímulo se le hace adquirir propiedades condicionadas positivas con ayuda del procedimiento usual, los estímulos vecinos, pertenecientes al grupo, dan primeramente una reacción condicionada positiva, mientras que más tarde, y por repetición sistemática, sin refuerzo, ellos pierden sus propiedades excitadoras y adquieren en su lugar propiedades inhibidoras. Este resultado corresponde exactamente con el desarrollo de la inhibición condicionada en los experimentos relatados al comienzo de esta lección. Sin embargo, cuando el estímulo adicional se haya separado de la aplicación del estímulo condicionado positivo por un largo intervalo, entonces la unión en los hemisferios cerebrales en forma de una excitación compleja, no puede materializarse, y, por consiguiente, actúa por separado, adquiriendo nuevas propiedades de estímulo condicionado positivo de segundo orden. En este caso, el estímulo más antiguo actúa como un estímulo absoluto en el método corriente de establecimiento de reflejos condicionados de primer orden. Si un estímulo tiene un prolongado post-efecto, es todavía capaz de ser fundido en los hemisferios cerebrales con un estímulo condicionado, en forma de un nuevo complejo, precisamente después de un largo intervalo de tiempo. Es fácil de comprender, desde este punto de vista, que en el establecimiento de la inhibición condicionada, el intervalo que puede haber entre el final del estímulo adicional y el comienzo del estímulo condicionado positivo, debe depender directamente de la intensidad del estímulo adicional. Sea nuestra interpretación correcta o no, estos fenómenos muestran al experimentador cuán notable regularidad existe en estas actividades complejas de la corteza cerebral.

Al mismo tiempo que los resultados corrientes descritos anteriormente, debemos hacer mención de ciertos fenómenos muy raros obtenidos en animales aparentemente normales y en animales en los que se produjo una intervención quirúrgica en los hemisferios, que dió lugar a un aumento de excitabilidad del sistema nervioso. En estos casos, la aplicación, perfectamente sincrónica de estímu-

los condicionados positivos y adicionales, conduce, no a una inhibición condicionada, sino al desarrollo de un definido reflejo condicionado de segundo orden. Esto persiste, generalmente, durante un largo tiempo; pero, posteriormente, sucede a menudo que el reflejo secundario condicionado, y también la inhibición condicionada, se encuentran presentes simultáneamente. Esto es lo que sucedió en el siguiente experimento del Dr. KASHERININOF.

Un estímulo táctil de la piel se utilizó en un perro como estímulo condicionado para el reflejo de defensa al ácido, y un metrónomo como estímulo adicional, en una combinación inhibitoria que no fué reforzada. La 25 aplicación de una combinación inhibitoria, dió lugar a una secreción de sólo tres gotas de saliva, durante un minuto, mientras que la aplicación del estímulo condicionado sólo dió lugar a secreción de 29 gotas de saliva durante un minuto. Después de 34 repeticiones de la combinación inhibitoria, el estímulo del metrónomo aplicado simplemente, dió lugar a una secreción salival de ocho gotas, si bien antes de su participación en la combinación inhibidora no tuvo efecto alguno. Es claro, por consiguiente, que el metrónomo combinado con el estímulo táctil ejerció una intensa influencia inhibitoria; pero adquirió, al mismo tiempo, alguna de las propiedades excitadoras del estímulo táctil, así que, cuando él se utilizó solo, se comportó como un estímulo condicionado de segundo orden. Si bien casos como los que acabamos de describir se ven raramente, es muy posible que una adquisición transitoria de débiles propiedades excitadoras de segundo orden, no sea cosa rara en el desarrollo de la inhibición condicionada.

El modo de desarrollo de la inhibición condicionada no es siempre la misma; en algunos casos, la primera adición de un nuevo estímulo al estímulo condicionado positivo, da lugar inmediatamente a una disminución o a una desaparición completa del reflejo condicionado. Merced a repeticiones sucesivas de la combinación, el reflejo retrocede casi a su nivel original, y de nuevo cae paulatinamente a cero. En otros casos, las primeras combinaciones dan lugar a un aumento del reflejo en comparación con la acción aislada normal del estímulo condicionado, y sólo posteriormente el reflejo disminuye gradualmente a 0. En un tercer grupo se ve que una inicial disminución en la intensidad del reflejo es seguida por una fase de un aumento por encima de lo normal, y después de nuevo el reflejo, cae paulatinamente hasta un 0 permanente. Todas

las fases diferentes que se observan durante el establecimiento de la inhibición condicionada, dependen enteramente de la intensidad del reflejo extraño, que es provocado en el animal por el estímulo adicional. La disminución inicial que tiene lugar en un grupo durante las primeras aplicaciones de la combinación, son debidas, indudablemente, a la inhibición externa.

Cuando el estímulo adicional, aplicado simplemente, provoca en el perro un reflejo investigador intenso, se ve que su adición al estímulo condicionado positivo ejerce una influencia inhibitoria desde muy al principio. Cuando por otra parte, el estímulo provoca sólo un reflejo investigador débil, la fase preliminar de disminución no se presenta, y la primera aplicación de la combinación produce un aumento del reflejo. Este aumento es, indudablemente, debido a una *desinhibición*, teniendo en cuenta, como nosotros debemos decir anticipándonos a una futura discusión, que el efecto positivo de la mayoría de los estímulos condicionados en nuestros reflejos experimentales, es precedida casi invariablemente de una fase de inhibición interna. El proceso inhibidor es eliminado por el proceso investigador, con tal de que este último no sea suficientemente intenso para influenciar el componente excitador del reflejo condicionado. El tercer grupo de casos en los que la disminución inicial en la intensidad del reflejo es seguida por un aumento sobre lo normal, depende de la gradual debilitación debida a la repetición del reflejo extraño producido por el estímulo adicional. La inhibición externa producida por la reacción investigadora, es, al principio, suficientemente intensa para inhibir el reflejo condicionado; pero, al debilitarse, produce sólo la desinhibición, y de esta manera, el aumento en la intensidad de la respuesta refleja. Ejemplos de esto se darán al final de la presente lección.

Es claro que cualquier agente natural puede ser utilizado como estímulo para el desarrollo de la inhibición condicionada, suponiendo que el organismo esté provisto del órgano adecuado para la percepción de tal agente. En los ejemplos que daremos a continuación se verán los diferentes tipos de estímulos empleados.

Como dijimos anteriormente, no sólo los estímulos actuales, sino también sus huellas en los hemisferios, pueden ser utilizados para el desarrollo de la inhibición condicionada. La huella deberá ser, sin embargo, todo lo más reciente posible. El establecimiento de la inhibición condicionada, cuando el intervalo en los estímulos

es más prolongado, sólo puede ser llevada a efecto utilizando estímulos adicionales de excepcional intensidad. Pero, cuando la combinación inhibidora ha sido firmemente establecida, la pausa entre el final del estímulo adicional y el comienzo del estímulo condicionado positivo, puede ser extendida a más de un minuto, sin que el efecto inhibidor de la combinación sea menoscabado. Han sido hechos algunos experimentos, en los que el intervalo fué por sí mismo empleado como un estímulo para la inhibición interna. El siguiente experimento del Dr. Krtyshkovski ilustra este caso: un tono definido sirvió como estímulo condicionado positivo al ácido, mientras que un estímulo táctil de la piel sirvió para el estímulo adicional en la combinación inhibidora. La combinación inhibidora en este perro se aplicó habitualmente con algún propósito especial, de diecinueve a veinte minutos después de la última introducción de ácido. Esto condujo al resultado de que a los diecinueve o veinte minutos se produjo sólo una secreción salival mínima por la acción del estímulo condicionado positivo cuando fué aplicado simplemente.

Intervalos en minutos entre los excitadores condicionados reforzados.	Segregación de saliva en gotas.
15	9
12	14
19	0
55	11
19	5
55	8

En estos experimentos, el intervalo de diecinueve a veinte minutos ha adquirido por sí mismo suficientes propiedades inhibitorias para abolir o reducir grandemente el efecto del estímulo condicionado.

El desarrollo de la inhibición condicionada y su complemento (inhibición absoluta o relativa) depende también de numerosas condiciones. Es a este respecto, de la mayor importancia, la individualidad del animal, el carácter excitable o inhibidor de su organización nerviosa. En algunos perros el establecimiento de la inhibición condicionada sólo tiene lugar a largo plazo, y nunca llega a ser absoluta; en otros, por el contrario, la inhibición llega a ser completa y firmemente establecida después de unas pocas repeticiones de la combinación inhibidora.

Un factor importante es la intensidad del estímulo adicional empleado en la combinación inhibidora. Por ejemplo, en un experimento del Dr. Mishtovt un metrónomo fué utilizado como estímulo condicionado al ácido, mientras que un estímulo térmico de la piel fué utilizado como estímulo adicional. Se encontró que, con el estímulo térmico a una temperatura de 4 a 5° C., la primera indicación de la inhibición condicionada fué observada tan sólo después de 30 aplicaciones de la combinación inhibidora, y la inhibición no fué completa hasta después de 145 aplicaciones. Sin embargo, con el uso de un estímulo térmico a la temperatura de 1° C. en un experimento realizado sobre el mismo animal después de un intervalo de cuatro meses, sólo fueron necesarias doce repeticiones de la combinación inhibidora para establecer la inhibición completa. El plazo de formación de la inhibición condicionada depende del carácter y de la intensidad relativa del estímulo adicional en comparación del estímulo condicionado. En algunos perros no fué posible establecer la inhibición completa por la adición de un estímulo térmico a 45° centígrados, cuando el sonido de un metrónomo sirvió de estímulo condicionado positivo. Sin embargo, cuando se utilizó un estímulo visual como estímulo condicionado positivo en una combinación semejante, la inhibición condicionada pudo obtenerse (experimentos del Dr. Foursikof).

Por último, mencionaremos que en el caso de que todos los factores permanezcan constantes, el establecimiento de la primera inhición condicionada tarda más que el de las sucesivas.

Hasta ahora no he dado ninguna prueba evidente de que el fenómeno de la inhibición condicionada es realmente una inhibición y no una mera desaparición pasiva del reflejo condicionado positivo, debido a que el estímulo complejo permanezca habitualmente sin refuerzo. Las pruebas de que el fenómeno representa una inhibición real irán apareciendo gradualmente a medida que avancemos en nuestro estudio.

Será de interés, ante todo, estudiar la naturaleza y función última del estímulo adicional del que depende la inhibición condicionada. Esto podrá ser sólo determinado experimentando la acción del estímulo adicional en diferentes modificaciones del experimento. Investigado aisladamente después que la inhibición condicionada ha sido establecida por completo, no produce efecto positivo alguno. La acción del estímulo adicional puede ser comprobada, sin embar-

go, aplicado en combinación con algún estímulo condicionado positivo al que no haya sido nunca previamente asociado. En tal caso las propiedades inhibidoras del estímulo adicional se revelan claramente, y el resultado es una disminución inmediata en la respuesta refleja positiva. Esto es verdad, no solamente en el caso de los reflejos homogéneos, sino también en el de los heterogéneos, y el efecto inhibidor puede ser extendido incluso a los reflejos absolutos. Estos hechos aparecen claros en el siguiente experimento del Dr. Leporsky:

Se establecieron tres reflejos alimenticios condicionados en un perro; los tres reflejos eran la luz de una lámpara, un objeto giratorio y un tono en *si* del diapasón acústico. También se establecieron firmemente dos inhibiciones condicionadas independientes del reflejo giratorio: uno, utilizando el estímulo táctil de la piel, y otro, por medio del sonido de un metrónomo.

En el primer experimento la luz de la lámpara se acompaña de un estímulo táctil de la piel.

TIEMPO	Excitador aplicado en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas durante un minuto.
1 h 38'	Objeto que gira	16
50'	Iluminación de la lámpara	17
2 » 14'	El precedente más excitación mecánica de la piel	2
2 » 25'	Refuerzo inmediato del objeto que gira con alimentación.	
2 » 45'	Objeto que gira más excitación mecánica de la piel	0

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
1 h 30'	Tono en *si*, más golpe de metrónomo.	5
40'	Tono en *si*.	20
54'	Objeto que gira.	18
2 » 05'	Inmediato refuerzo del objeto que gira con la alimentación.	
23'	Objeto que gira más golpes de metrónomo	0

El estímulo adicional, cuando se aplica por primera vez en la nueva combinación, produce una disminución casi hasta 0 en la respuesta condicionada refleja. De aquí se deduce, por consiguiente, que, cuando el estímulo adicional es utilizado con un reflejo condicionado homogéneo, sus propiedades inhibidoras se revelan inmediatamente. Esta misma propiedad se advierte cuando el estímulo adicional se combina por vez primera con un reflejo condicionado heterogéneo, como se puede ver en el siguiente experimento:

Un perro posee un reflejo condicionado alimenticio que ha sido establecido por el uso del metrónomo, al mismo tiempo que la adición de un silbato proporciona una combinación inhibidora poderosa. Junto a esto se ha establecido un reflejo condicionado al ácido en respuesta al estímulo táctil de la piel. El metrónomo y el estímulo táctil pertenecen, por consiguiente, a los reflejos condicionados heterogéneos, y el efecto positivo de uno de ellos (el metrónomo es completamente inhibido por el sonido del silbato). El silbato se combina, al principio, con el estímulo condicionado táctil heterogéneo. (Experimentos del Dr. Babkin).

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto
5 h 8'	Excitación mecánica de la piel	5
16'	Lo mismo	8
25'	Excitación mecánica de la piel, más un silbido.	Menos gotas.
50'	Excitación mecánica de la piel	11

En todos los experimentos anteriores hubo que demostrar que, cuando un estímulo adicional particular fué utilizado en combinación con un estímulo condicionado positivo, no se ejercitaría ningún efecto de inhibición externa. Con esta precaución me parece que los experimentos justifican nuestra conclusión de que, donde una inhibición condicionada ha sido firmemente establecida, el estímulo condicional por sí mismo adquiere propiedades inhibidoras que pueden manifestarse a despecho de la combinación. El estímulo adicional ha sido, por tanto, calificado en nuestras investigaciones de inhibidor condicionado.

Resulta claro, por una experimentación más extensa, que un efecto real inhibidor puede ser producido también por la combina-

ción inhibidora en sí misma, y el proceso inhibidor puede persistir como un postefecto que puede ser descubierto bastante después de que el estímulo de la combinación inhibidora haya sido separado. El postefecto inhibidor ejerce su influencia, no sólo sobre el reflejo particular del estímulo condicionado empleado en la combinación, sino también sobre todos los demás reflejos condicionados, ya homogéneos o heterogéneos. A este respecto nosotros podemos considerar los siguientes experimentos:

En el primer experimento un objeto giratorio sirve como estímulo condicionado alimenticio y un tono de 30.000 vibraciones producido por un silbato de GALTON, como inhibidor condicionado (experimentos del Dr. NICOLAEF).

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
5 h 5′	Objeto que gira.	7
26′	Lo mismo	6
58′	Objeto que gira más tono	0
58′	Objeto que gira.	1
4 » 10′	Lo mismo	2

Después de la suspensión del estímulo de la combinación inhibidora, el efecto del estímulo condicionado positivo se debilita por varios minutos, y sólo por grados alcanza su intensidad normal.

En el experimento próximo un objeto que gira sirve como estímulo condicionado para el reflejo de defensa al ácido y un tono musical como estímulo condicionado alimenticio. Un estímulo táctil se utiliza como inhibidor condicionado para el reflejo alimenticio. (Experimento del Dr. PONISOVSKY).

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos
12 h 25′.	Objeto que gira.	5
12 » 52′.	Lo mismo	12
46′.	Excitación mecánica de la piel, más tono	0
48′.	Objeto que gira.	1

Este experimento demuestra que también el reflejo condicionado heterogéneo se disminuye como resultado del postefecto inhibi-

dor de la combinación. Si el inhibidor es aplicado solo y no junto con el estímulo excitador, en combinación del cual fué primitivamente desarrollado, se puede demostrar que se produce también un post-efecto inhibidor.

El grado en que los reflejos condicionados positivos son influenciados por los inhibidores condicionados varía inversamente a su intensidad relativa fisiológica.

Un experimento tomado de los trabajos del Dr. Leporsky puede ilustrar este asunto.

Fueron establecidos tres reflejos alimenticios condicionados independientes, a un objeto giratorio, a la luz de varias lámparas eléctricas y a un tono musical. Como inhibidor de cada uno de los tres reflejos se ha tomado un estímulo táctil de la piel, así que su combinación con cada uno de ellos reduce a cero el reflejo. Los tres estímulos positivos aplicados juntamente producen una secreción salival mucho mayor que aplicados solos, lo cual demuestra la suma del efecto de todos. El experimento demuestra el efecto de la aplicación del inhibidor condicionado en conjunción con la acción simultánea de los tres estímulos positivos.

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
1 h 40'.	Tono.	21
2 » 0'.	Tono más objeto que gira, más lámpara.	52
10'.	Objeto que gira.	25
27'.	Excitadores complejos. más excitación mecánica de la piel.	9
51'.	Objeto que gira, más excitación mecánica de la piel.	0

El inhibidor condicionado, por consiguiente, si bien reduce a cero cualquiera de los reflejos condicionados positivos aisladamente, sólo inhibe parcialmente la secreción refleja provocada por los tres, actuando de modo simultáneo.

Todavía nos queda por considerar dos detalles concernientes al post-efecto inhibidor. El primero es el fenómeno de la adición del post-efecto. Si la combinación inhibidora es aplicada, no sólo una vez, sino varias veces sucesivas, se aumentará la duración e inten-

sidad del post-efecto inhibidor. Dos experimentos del Dr. CHEBOTAREVA pueden ponerse como ejemplo para este caso.

El sonido de un metrónomo sirvió como estímulo alimenticio condicionado y un objeto giratorio como su inhibidor condicionado.

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
3 h 32'	Metrónomo.	5
40'	Lo mismo	6
50'	Metrónomo, más objeto que gira.	0
52'	Metrónomo.	3
4 » 4'	Lo mismo	5
EXPERIMENTO SOBRE EL MISMO PERRO, PERO AL OTRO DÍA		
12 h 59'	Metrónomo	7
1 » 6'	Lo mismo	8
15'	Metrónomo, más objeto que gira.	1
19'	Lo mismo	0
25'	Metrónomo	2
32'	Lo mismo	6

En el primer experimento se ve que el reflejo condicionado, que comenzó con una considerable intensidad, disminuyó en la mitad, cuando se investigó minuto y medio después de la cesación de la aplicación aislada de la combinación inhibidora (de 6 gotas a 3).

En el segundo experimento, que tuvo lugar al día siguiente, el reflejo fué investigado cinco minutos y medio después de la segunda de las dos aplicaciones sucesivas de la combinación inhibidora, y fué disminuído en unas tres cuartas partes (de 8 gotas a 2).

El segundo detalle importante, que concierne al post-efecto inhibidor, es que su duración se hace cada día más corta, a medida que se investiga día por día. En los primeros experimentos se extiende hasta por encima de una hora, pero en los experimentos sucesivos se reduce a pocos minutos o segundos. Los siguientes experimentos del Dr. NICOLAIEV, que fueron realizados con intervalos superiores a seis meses, ilustran muy bien el caso en cuestión.

Un objeto giratorio sirve como estímulo al reflejo alimenticio condicionado, mientras que un tono dado hace el efecto de inhibidor condicionado. En el primer experimento el post-efecto inhibidor

era todavía muy ostensible a los veinte minutos; seis meses más tarde, después de una práctica continua, estaba ausente a los tres minutos y medio después de la aplicación aislada de la combinación inhibidora.

TIEMPO	Excitador al cabo de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas al cabo de 30 segundos
3 h 5'	Objeto que gira	7
26'	Lo mismo	6
38'	Objeto que gira, más tono	0
58'	Objeto que gira.	1
4 » 10'	Lo mismo	2
EXPERIMENTO SOBRE EL MISMO PERRO, EL 10 DE ENERO DE 1910.		
2 h 16'	Objeto que gira.	8
57'	Objeto que gira, más tono.	0
41'	Objeto que gira.	12

El problema de la destrucción experimental de las propiedades inhibidoras del inhibidor condicionado, aplicado aisladamente o en su combinación inhibidora, es muy complejo, y no ha sido hasta ahora completamente investigado. Mencionaré, por consiguiente, sólo algunos de los hechos mejor establecidos. Resulta claro que una abolición completa de las propiedades inhibidoras de la combinación podría ser llevada a cabo por una técnica opuesta a la empleada en su formación, esto es, por refuerzo sistemático de la combinación inhibidora por su reflejo absoluto apropiado. Un experimento del Dr. KRJISHKOVSKY ilustra este proceso.

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas a un minuto.	Observaciones
10 h 43' . . .	Tono	10	Refuerzo por el ácido
57' . . .	Tono, más excitación mecánica de la piel	0	Vertedura del ácido.
11 » 19' . . .	Lo mismo	0	Lo mismo.
23' . . .	Lo mismo	1	Lo mismo.
35' . . .	Lo mismo	3	Lo mismo.
49' . . .	Lo mismo	5	Lo mismo.
12 » 3' . . .	Lo mismo	10	Lo mismo.
25' . . .	Lo mismo	14	Lo mismo.

Un tono producido por un silbato neumático proporciona un estímulo condicionado al ácido, mientras que el estímulo táctil de la piel sirve de inhibidor condicionado.

Es interesante hacer notar que si alternativamente, con cada aplicación de la combinación inhibidora reforzada, nosotros repetimos el estímulo condicionado positivo reforzado, se produce un considerable retardo en el progreso de la destrucción de la inhibición. Este asunto será tratado muy detalladamente en una lección posterior.

Completamente distinto del anterior proceso de debilitación de la combinación inhibidora es el caso en que la perturbación aparece y desaparece de repente. Extraestímulos pertenecientes al grupo

EXPERIMENTO DEL 16 DE DICIEMBRE DE 1909.

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
2h 12'.	Objeto que gira.	10
30'.	» » más tono más metrónomo	5
37'.	Objeto que gira más tono.	0
53'.	» »	7
3 » 5'.	» » más tono	0
22'.	» »	8

EXPERIMENTO DEL 21 DE DICIEMBRE DE 1909.

2h 25'.	Objeto que gira.	12
47'.	» » más tono más excitación mecánica piel	5
57'.	Objeto que gira más tono	0
3 » 12'.	» »	8
21'.	» » más tono	0
36'.	» »	8

EXPERIMENTO DEL 22 DE DICIEMBRE DE 1909.

2h 37'.	Objeto que gira.	9
55'.	» » más tono más temperatura 50° sobre la piel	5
3 » 4'.	Objeto que gira más tono.	0
16'.	» »	11
31'.	» » más tono.	0

de los inhibidores suaves externos, que influencian al animal durante la acción de la combinación inhibidora, restablecen instantáneamente a su valor casi normal el reflejo condicionado positivo que experimenta la inhibición condicionada. Es evidente que la inhibición externa ha llevado a cabo la separación de la inhibición condicionada, y que nosotros tratamos de nuevo con un fenómeno de desinhibición. Estas relaciones quedan muy bien ilustradas por el anterior experimento del Dr. NICOLAIEV.

El estímulo a un reflejo alimenticio condicionado es proporcionado por un objeto giratorio, mientras que un tono dado sirve como inhibidor condicionado. Estímulos táctiles y térmicos de la piel y los sonidos de un metrónomo sirven como extraestímulos diferentes.

Los tres experimentos demuestran que durante el tiempo en que los extraestímulos (táctiles, térmicos, sonido del metrónomo), actúan sobre el animal, la inhibición condicionada desapareció parcialmente, demostrando la excitación fundamental.

En conexión con estas observaciones resulta de interés considerable el siguiente experimento realizado sobre el mismo perro, y en cuyo experimento se utilizó un olor como agente de desinhibición. Para este fin se llevó el perro a otra estancia, en la que se había dispuesto una caja especial para graduar la intensidad de los olores (alcanfor). El aparato mismo en adición a su efecto visual y al sonido de su motor eléctrico, actuaba sobre el animal, inyectán-

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
1 h 2'.	Objeto que gira.	14
18'.	» » , más tono.	9
25'.	Lo mismo	6
31'.	Objeto que gira.	11
40'.	» » , más tono.	4
48'.	Lo mismo	2
58'.	Objeto que gira.	7
2 » 6'.	» » , más tono.	1
20'.	» »	7
28'.	» » , más tono.	Menos gotas.
35'.	» »	6
53'.	» » , más tono, más aroma de alcanfor.	6
5 » 7'.	Lo mismo	Menos gotas.

dole una corriente continua de aire. Todos estos agentes introducían en el experimento un complejo de nuevos extraestímulos, incluso sin la adición del olor. El nuevo complejo de extraestímulos desinhibe la combinación inhibidora, pero su efecto declinó gradualmente y desapareció por completo a la hora y media de haber comenzado el experimento. El anterior experimento fué realizado el día después que el anterior.

La primera aplicación del alcanfor desinhibió la combinación, mientras que la segunda aplicación de este extraestímulo perdió ya su efecto desinhibidor. La rápida desaparición del efecto del extraestímulo introducido por el nuevo aparato y por el uso del alcanfor es el caso más corriente de extraestímulo que da lugar a la desinhibición. El perro empleado en este experimento particular fué un animal viejo del laboratorio, y había sido sometido previamente a numerosos agentes extraños, así que, los diferentes cambios sólo produjeron en el animal un efecto pasajero y prontamente llegó a ser indiferente a ellos. Por esto es por lo que la introducción de nuevas condiciones en el experimento produjo una desinhibición y nunca una inhibición de los reflejos condicionados positivos.

Resultados completamente diferentes fueron obtenidos con otro perro utilizado por el Dr. Nicolaiev. Este perro era un animal nuevo en el laboratorio, y poseía un tipo de organización nerviosa que se sometía fácilmente a la inhibición. En este perro fué utilizado un objeto giratorio como estímulo alimenticio condicionado, y un tono como su inhibidor condicionado. Un metrónomo proporcionó el extraestímulo.

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos
11 h 25'	Objeto que gira.	4
41'	» » , más tono, más metrónomo	0
52'	Objeto que gira.	4
12 » 4'	El mismo	5
14'	Objeto que gira, más metrónomo.	0
26'	» »	5

El experimento del siguiente día dió lugar a resultados semejantes.

El 18 de Febrero, o sea al comienzo del siguiente experimento, el metrónomo fué aplicado sólo durante un minuto.

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
11 h 15'	Objeto que gira.	9
32'	» » , más tono, más metrónomo.	5
39'	Objeto que gira.	4
54'	Lo mismo	3
12 » 9'	Objeto, más tono, más metrónomo. . .	2
14'	» que gira	5
27'	» » , más metrónomo . . .	3
34'	» »	4
40'	» » , más tono	0

En el experimento del 15 de Febrero, el sonido del metrónomo, que sirvió de extraestímulo, no produjo, durante su primera aplicación, el resultado de desinhibición que podría esperarse. Pero el mismo estímulo del metrónomo, cuando se aplicó junto con el estímulo condicionado positivo, produjo una completa inhibición. Se sigue de aquí, por consiguiente, que el valor cero del reflejo en el primer caso, combinación inhibidora más metrónomo, no fué realmente debido a la inhibición interna no perturbada, sino a la inhibición externa resultante de un reflejo extraño muy poderoso en respuesta a la primera aplicación del metrónomo. Como resultado de varias repeticiones del estímulo del metrónomo con la combinación inhibidora en el experimento del 18 de Febrero, el estímulo del metrónomo no fué por mucho tiempo capaz de producir un tan poderoso reflejo, y, por consiguiente, su efecto inhibidor sobre el componente condicionado positivo desapareció prácticamente. No obstante, su efecto desinhibidor se conservó aún y pudo ser demostrado en el experimento del 18 de Febrero.

La terminología usada en la interpretación de los fenómenos anteriores puede parecer artificial y arbitraria, pero no es posible actualmente, cuando el mecanismo íntimo del fenómeno está más allá del poder del análisis, esquivar tales términos, en los que se esquematiza el complejo nervioso de que se trata. Nuestros términos sirven tan sólo para describir lo que nosotros sabemos actualmente de la sucesión de los acontecimientos en el fenómeno.

Una desinhibición de la combinación inhibidora puede además ser obtenida por medio de aquellos estímulos que determinan una inhibición externa permanente. He aquí los experimentos del doctor Nicolaiev. Un objeto giratorio sirve como estímulo alimenticio condicionado mientras que un tono hace el oficio de su inhibidor condicionado.

TIEMPO	Excitador en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
1 h 47'.	Objeto que gira.	10
2 » 0'.	» » , más tono, ...	0
28'.	» »	10
39'.	Se vierte en la boca del perro, en dos tomas, 10 cc. de una disolución de carbonato de sodio al 5 por 100 . . .	
44'.	Objeto que gira, más tono.	2, 5
55'.	Lo mismo	0
3 » 2'.	Objeto que gira.	6

En este caso el post-efecto inhibidor del carbonato de sodio administrado cuatro minutos antes, causó una marcada desinhibición del reflejo.

Si una combinación inhibidora se aplica tempranamente en el plazo de tiempo del post-efecto producido por un extraestímulo de mucha intensidad, por ejemplo, una disolución concentrada de quinina, no se obtiene la desinhibición. Esto corresponde exactamente con el caso del metrónomo en el experimento del 15 de Febrero. Sin embargo, el efecto desinhibidor de la quinina puede ser mostrado claramente como en el caso del metrónomo, simplemente ensayando la combinación inhibidora bastante tiempo después, cuando la acción de la quinina haya tenido tiempo de disminuir. Teniendo en cuenta el completo acuerdo de las dos series de experimentos, no creo necesario dar la descripción del experimento con la quinina.

Todas las pruebas experimentales que se han dado en esta lección, permiten establecer la conclusión de que el proceso nervioso de que depende la inhibición condicionada, es idéntico en carácter con el de la inhibición extintora. La condición fundamental para su desarrollo es la misma, particularmente la ausencia de cooperación del excitador absoluto. En ambos casos el proceso se desarrolla

gradualmente, aumentando en intensidad por repetición. Además, el post-efecto inhibidor no se limita al reflejo condicionado positivo particular que sufre la extinción experimental o la inhibición condicionada, sino que en ambos casos se extiende a otros reflejos condicionados, incluyendo aquéllos de origen heterogéneo.

El punto final de parentesco es que en ambos casos el proceso inhibidor puede ser rápido, aunque temporalmente, alejado; el reflejo inhibidor sufre la desinhibición a causa de la inhibición externa resultante de reflejos aliados a extraestímulos de pequeña intensidad. El único punto de diferencia es que en la inhibición extintora es el estímulo condicionado positivo, tomado por sí mismo, el que cambia su significación positiva por una inhibidora, mientras que en el caso de la inhibición condicionada, el estímulo condicionado positivo se halla combinado en un nuevo complejo y cambia su carácter en conjunción con un estímulo adicional.

LECCIÓN 6.ª

Inhibición interna

(Continuación.)

c) Retardo

NOSOTROS consideraremos ahora el tercer tipo de inhibición interna que hemos llamado *inhibición de retardo*. Resulta claro de lo que hemos dicho anteriormente, que existe una considerable delicadeza de variaciones en el establecimiento de los reflejos condicionados en lo que se refiere al intervalo de tiempo entre el comienzo del estímulo condicionado y el momento en que es reforzado por el reflejo absoluto. Este intervalo puede ser muy pequeño, de uno a cinco segundos y a veces de una fracción de segundo, con tal de que el estímulo condicionado preceda al momento de la aplicación del estímulo absoluto. Alternativamente, la cantidad de tiempo de acción aislada del estímulo condicionado puede ser comparativamente larga, extendiéndose a varios minutos. Los reflejos que se pueden desarrollar con estos dos métodos diferentes, esto es, con una duración corta o con una duración prolongada de la acción del excitador condicionado, presentan grandes diferencias con respecto a sus propiedades generales y a sus períodos latentes. Estos dos tipos de reflejo se designan, respectivamente, con el nombre de *simultáneos* o casi simultáneos y *reflejos retardados*. La duración de la acción aislada del estímulo condicionado es de importancia fundamental, teniendo en cuenta, en primer lugar, que determina, como se verá más tarde, el carácter eventual de cualquier reflejo condicionado, y en segundo término, porque él forma la base del desenvolvimiento del tipo de inhibición, del que trataremos en la lección presente.

En todos los reflejos condicionados, en los que el intervalo entre el comienzo del excitador condicionado y el momento de su re-

fuerzo es corto, esto es, de uno a cinco segundos, la reacción salival sigue casi inmediatamente al comienzo del estímulo condicionado. Por otra parte, en los reflejos que han sido establecidos con un largo intervalo entre los dos estímulos, la presencia de la respuesta salival está retardada, y este retardo es proporcional a la longitud de intervalo entre los dos estímulos y puede ser extendida a varios minutos.

Los reflejos retardados pueden ser establecidos de diferentes maneras. Uno de los métodos es comenzar por establecer un reflejo casi simultáneo; esto es, un reflejo en el que la respuesta aparezca prontamente, de uno a tres segundos después del comienzo del estímulo condicionado, y después se procede a desenvolver gradualmente el retardo. Retardando el momento de la aplicación del estímulo condicionado, aproximadamente cinco segundos cada día, se puede obtener con facilidad el retardo conveniente, fijándolo en este momento.

Otro método de establecimiento de un reflejo retardado es pasar directamente de un reflejo casi simultáneo a uno de largo retardo, pasando por alto todas las etapas intermedias. Como resultado de esta modificación en la técnica, el modo de formación del reflejo condicionado retardado es considerablemente alterado. El reflejo, aun cuando bien establecido como reflejo simultáneo, desaparece al principio totalmente o, para usar una expresión de alguno de mis colaboradores, sigue a un prolongado período de ceros. Eventualmente, sin embargo, puede aparecer alguna secreción condicionada de saliva; pero no hasta precisamente antes del momento en que el estímulo condicionado es ordinariamente aplicado. Continuando los experimentos con el intervalo de tiempo elegido, la secreción aumenta progresivamente y al mismo tiempo su comienzo se traslada hacia el comienzo del estímulo condicionado, y, finalmente, se establece en una definida posición intermedia entre el comienzo del estímulo condicionado y su refuerzo.

En los dos métodos anteriores, los experimentos comienzan con el establecimiento de reflejos simultáneos, que después se transforman inmediatamente, o por etapas graduales en reflejos retardados. En la gran mayoría de los animales no ha sido posible desarrollar reflejos retardados sin el previo establecimiento del reflejo simultáneo, teniendo en cuenta, como se dirá en una lección posterior, que los perros bajo estas condiciones caen en una especie de somno-

lencia e incluso de sueño, y de este modo la formación de reflejos condicionados resulta difícil y aun imposible. Por este motivo, el método ha merecido poca atención en nuestras investigaciones.

El siguiente ejemplo es tomado de un trabajo del Dr. Zavadsky, quien realizó un considerable número de experimentos sobre la inhibición interna de retardo. El sonido de un silbato se ha utilizado como estímulo condicionado al ácido, y la acción aislada del silbato se ha continuado durante un intervalo de tres minutos y después se reforzó por el ácido, continuándose la acción del sonido por algún tiempo más para sobrepasar la acción del estímulo absoluto.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas tras de cada medio minuto.
3h 12'	Silbato	0-0-2-2-4-4
25'	Lo mismo	0-0-4-5-6-6
40'	Idem	0-0-2-2-5 6

El plazo de formación de un reflejo retardado está sujeto a gran variación. En primer lugar, el carácter individual del sistema nervioso de los animales juega un importante papel. En algunos perros el establecimiento del reflejo es rápido, mientras que en otros el comienzo de la secreción salival no se separa del comienzo del estímulo condicionado y el desarrollo del retardo es muy lento. En algunos animales puede observarse como una indicación de desarrollo de retardo en el curso de un día y después sólo de unos pocos refuerzos retardados; en otros, por el contrario, no hay ni indicación de retardo condicionado, incluso en un mes de ensayos persistentes. En el tipo de perro en el que la formación de retardo es rápida, se encuentra con frecuencia que el animal cae en sueño en época muy temprana de la acción aislada del estímulo condicionado. Por esta razón es necesario, cuando se hacen investigaciones sistemáticas con perros de este carácter, restringir los experimentos de reflejos de corto retardo y contentarnos con recoger sólo pequeñas cantidades de saliva durante el corto tiempo de acción aislada del estímulo condicionado.

Otra influencia que afecta al desarrollo del retardo en la respuesta del reflejo condicionado, es el tipo de estímulo condicionado utilizado. El estímulo táctil y térmico de la piel y el estímulo visual

conducen a una formación mucho más pronta del retardo que el estímulo auditivo, pero a condiciones iguales, los estímulos táctil, térmico y visual dan un efecto condicionado total más pequeño. Estos hechos son ilustrados en los experimentos siguientes del Dr. LACOVLEVA.

Previamente al desarrollo de un reflejo ampliamente retardado, se establecen tres reflejos alimenticios condicionados de corto retardo, repitiendo la acción aislada del estímulo durante treinta segundos, seguidos por refuerzos. Los estímulos correspondientes a los tres reflejos fueron el sonido de un metrónomo, un estímulo táctil y la luz de una lámpara.

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Periodo latente en segundos.	Segregación de saliva en partes de la escala graduada al cabo de 30 segundos.
10 h 15' . .	Encendido de la lámpara	5	30
25' . .	Excitación mecánica de la piel. .	2	30
35' . .	Golpes de metrónomo	2	55

Durante el año que transcurrió entre este experimento y el del 24 de Abril de 1925, que se da a continuación, los tres reflejos han sido utilizados repetidamente en otras investigaciones y han sido convertidos gradualmente en reflejos de largo retardo. La acción aislada del estímulo condicionado ha sido prolongada, primero en un minuto y después en dos, y cada reflejo ha sido reforzado igual número de veces.

TIEMPO	Excitador en el curso de dos segundos.	Periodo latente en segundos.	Segregación de saliva en partes de la escala graduada después de 30 segundos.
9 h 40' . .	Golpes de metrónomo	1	40-32-30-26
48' . .	Excitación mecánica de la piel. .	56	0-10-20-18
10 » 10' . .	Encendido de la lámpara	75	0-10-15-20

En el caso de los estímulos táctil y visual, el retardo es más preciso, y la respuesta refleja se halla más perfectamente separada del comienzo del estímulo condicionado, encontrándose más relacionada al tiempo de administración del estímulo absoluto.

Otro factor que ejerce una gran influencia sobre el desarrollo del reflejo de largo retardo es el número de veces que se haya practicado el reflejo durante la fase preliminar de corto retardo; pues un corto retardo practicado varias veces es, en ocasiones, un obstáculo persistente al desarrollo de un largo retardo. Finalmente, yo tengo la evidencia de que el retardo para un mismo estímulo será más o menos rápido, según que el estímulo sea continuo o intermitente. En el primer caso, el desarrollo del retardo es más rápido.

Se puede ver que la respuesta refleja en el caso de reflejo con un retardo prolongado consiste en dos fases: una inicial de inactividad y otra posterior de actividad, debiendo inquirir ahora la naturaleza de esta fase. ¿Será quizá que en este primero y comparativamente largo período de inactividad, el proceso excitador sufre una especie de adición progresiva, de modo que pueda evocar una clara actividad cuando alcance la intensidad necesaria, o es el proceso excitador suficientemente intenso desde el comienzo, pero incapaz de producir ningún efecto secretor, porque sea temporalmente sobrepasado por algún proceso antagónico?

Los métodos ordinarios para la formación de los reflejos retardados hablan ya en contra de la primera suposición; pues en el caso de un corto retardo, el estímulo condicionado puede provocar un reflejo condicionado con gran facilidad, y no parece haber razón para que el mismo estímulo, cuando sea más prolongado, requiera un período mayor de adición.

Cualquier suposición de que esta primera fase de inactividad es causada por la fatiga, puede también ser fácilmente eliminada. Si a consecuencia de la acción aislada del estímulo condicionado se desarrolla un estado de fatiga, nosotros deberíamos esperar una disminución gradual del efecto positivo del estímulo condicionado, lo cual, sin embargo, no se observa. Por el contrario, si bien el principio de la secreción está retardado, no obstante ella aumenta progresivamente en cantidad cuando el reflejo retardado es desarrollado por el primer método. Con el segundo método, en el que la acción aislada del estímulo condicionado es prolongado desde el principio, si bien el efecto positivo desaparece al comienzo, reaparece más tarde, y entonces la secreción aumenta hasta alcanzar un límite máximo.

Sólo nos queda la suposición de que la fase inicial de inactividad es debida a que el proceso excitador es temporalmente inhibi-

do. Que esta es la interpretación correcta, está evidenciado por el hecho de que la existencia de un proceso excitador en una forma disimulada durante el período de retardo puede ser fácilmente demostrada. Si durante la fase inactiva de un reflejo retardado, nosotros actuamos sobre el animal por algún extraestímulo, que hasta entonces no haya sido asociado en forma alguna con la actividad de las glándulas salivales, nosotros obtendremos en seguida una secreción de saliva que es, con frecuencia, copiosa y que va siempre acompañada por una peculiar reacción motora al estímulo condicionado que haya sido utilizado; en otras palabras: el reflejo condicionado se revela a través de toda la duración del estímulo condicionado en una simple fase positiva, en lugar de dos fases negativa y positiva. He aquí los experimentos sobre esta cuestión realizados por el Dr. ZAUVADSKY.

Como estímulo condicionado para el ácido se utiliza la excitación de la piel. Al estímulo condicionado se le deja actuar durante tres minutos, y después se le refuerza, continuando su acción hasta sobrepasar la del ácido. El sonido del metrónomo que se ha utilizado en el experimento siguiente no ha tenido relación con ningún reflejo secretor, y ha sido por sí mismo incapaz de evocar ningún reflejo de secreción de saliva.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
9 h 50'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-3-7-11-19
10 » 3'.	El mismo	0-0-0-5-11-15
15'.	Excitación mecánica de la piel, más metrónomo	4-7-7-3-5-9
30'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-3-12-14
50'.	Lo mismo	0-0-5-10-17-19

En el próximo experimento se utilizó como extraestímulo, hasta entonces neutral en lo que se refiere a sus efectos sobre la secreción salival, un objeto giratorio, que se mueve sin ruido.

Estos experimentos del Dr. ZAVADSKY son importantes, porque revelan un fenómeno nuevo e insospechado. El estímulo condicionado establecido no tiene efecto positivo por sí mismo durante un minuto o minuto y medio, pero el estímulo neutral que se le adicionó por primera vez, dió lugar inmediatamente al reflejo condiciona-

do positivo regular. Resulta claro que se trata aquí de un caso de desinhibición.

TIEMPO	Excitador.		Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
11 h 46'.	Excitación mecánica de la piel . . .	5	(1) 0-0-2-4-5
12 » 02'.	El mismo.	0	0-0-2-6-9
17'.	El mismo.	0	0-0-2-/-9
50'.	Excitación mecánica de la piel, más objeto que gira	6	4-6-5-7-15
52'.	Excitación mecánica de la piel . . .	0	0-0-5 7-15

Durante las últimas tres lecciones hemos prestado atención al fenómeno de la desinhibición y hemos dado muchos ejemplos de dicho fenómeno. Debo hacer resaltar la gran importancia de una concepción adecuada del papel jugado por este fenómeno en la fisiología de los hemisferios, si bien el estudio del sistema nervioso en sus partes más bajas, nos ofrece también muchos ejemplos de fenómenos análogos. En cuanto a la interpretación del mecanismo íntimo de la desinhibición, nos encontramos en la más completa obscuridad y solamente podemos esperar que el acúmulo de pruebas experimentales nos dé luz algún día en lo que se refiere a la naturaleza íntima de dicho fenómeno.

Yo deseo ahora llamar la atención sobre el primero de los dos experimentos que acabamos de señalar. Se puede ver claramente que el estímulo del metrónomo, que se adicionó a la excitación táctil, no sólo dió lugar a una secreción de saliva durante la fase inicial de inactividad, sino que también dió origen a una considerable disminución de saliva durante la fase activa. Mientras que la excitación táctil, aplicada aisladamente durante el segundo minuto y medio, dió lugar a una secreción salival de 29 a 46 gotas, la adición del metrónomo redujo esta secreción a 17 gotas. De esta manera, nosotros observamos un doble efecto por parte del extraestímulo, de desinhibición en la fase inicial de inactividad e inhibidor en la siguiente fase de actividad.

Si a los diferentes extraestímulos que producen la inhibición ex-

(1) A los diez segundos del comienzo del estímulo táctil el perro movió sus patas golpeando contra una taza metálica.

terna se les permite actuar sobre reflejos condicionados retardados, observaremos modificaciones definidas y regulares en el curso seguido por el retardo. Los extraestímulos que fueron utilizados a este respecto sobre un animal experimental, se pueden agrupar de la manera siguiente, según su influencia sobre el retardo.

I. Estímulos térmicos a 5 y 44 grados centígrados; un débil olor a alcanfor.

II. Estímulos térmicos a 0,5 grados centígrados y a 50.

III. Objetos giratorios silenciosos; el sonido de un metrónomo; excitación táctil de la piel (el estímulo condicionado al reflejo retardado es en este animal un estímulo semejante táctil de diferentes lugares de la piel); un silbato de moderada intensidad; el olor al acetato de amilo.

IV. Intenso olor de alcanfor; silbato enérgico; sonido de una campanilla eléctrica.

Los extraestímulos pertenecientes al primer grupo no afectaron a ninguna de las fases del reflejo retardado. Los extraestímulos pertenecientes al segundo grupo hicieron efecto sólo en la fase inicial del reflejo, causando una secreción salival. Los extraestímulos pertenecientes al tercer grupo perturbaron ambas fases del retardo; durante la primera fase se produjo una secreción salival, y durante la segunda fase, la secreción salival se disminuyó considerablemente. Los extraestímulos pertenecientes al cuarto grupo ejercieron una débil influencia o no ejercieron ninguna sobre la fase inicial del reflejo retardado; pero suprimieron completamente la segunda fase. Debemos añadir que con las debidas precauciones estos experimentos siguen una marcha de gran regularidad.

He aquí una serie de experimentos que ilustran lo que acabamos de decir.

Como estímulo condicionado al ácido, en un reflejo retardado, se utiliza una excitación mecánica de la piel. El estímulo condicionado actúa continuamente durante tres minutos antes de la administración del ácido. Los extraestímulos empleados son: 1.°, un estímulo cutáneo térmico de 44°; 2.°, un estímulo cutáneo térmico de 0,5°; 3.° el olor del acetato de amilo, y 4.°, el sonido de una campanilla eléctrica.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	Experimento del 13 de Octubre de 1907.	
10 h 17'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-0-1-5
32'.	Lo mismo	0-0-0-0-2-9
45'.	Excitación mecánica de la piel, más temperatura 44° c.	0-0-0-1-2-10
11 » 00'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-0-1-10
12'.	Lo mismo	0-0-0-1-5-9
	Experimento del 15 de Septiembre de 1907.	
2 » 28'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-0-2-8
40'.	Lo mismo	0 0-0-5-20-17
55'.	Excitación mecánica de la piel, más temperatura 0,5° c.	2-2-5-4-20-24
3 » 10'.	Excitación mecánica de la piel.	1-0-0-0-10-17
	Experimento del 18 de Septiembre de 1907.	
10 » 12'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	0-0-2-7-9-11
25'.	Lo mismo	0-0-1-7-11-17
45'.	Lo mismo	0-0-0-5-8-11
11 » 02'.	Excitación mecánica de la piel, más amil acético	5-5-0-5-5-7
16'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	0-0-2-4-8-11
	Experimento del 13 de Septiembre de 1907.	
3 » 50'.	Excitación mecánica de la piel.	1-0-0-8-10-12
48'.	Excitación mecánica de la piel, más timbre	0 0-0-0-0-0
4 » 15'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-0-2-8
35'.	Lo mismo	0-0-0-5-5-10

Los mismos resultados se obtuvieron cuando los extraestímulos se hicieron actuar, no durante la totalidad del tiempo de la acción aislada del estímulo condicionado, sino separadamente, ya en la fase inactiva ya en la fase activa. Esto queda demostrado en el siguiente experimento realizado en el mismo perro y bajo las mismas condiciones que antes.

El extraestímulo del silbato que pertenece al tercer grupo de inhibidor externo, da lugar a una secreción de saliva cuando actúa durante la primera fase del reflejo retardado; pero cuando actúa

durante la segunda fase disminuye la secreción. A veces se observa una disminución de la secreción durante la segunda fase del reflejo en experimentos en donde el extraestímulo es aplicado durante la primera fase. Esto puede ser debido al post-efecto del extraestímulo.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	EXPERIMENTO DEL 23 DE JULIO DE 1907.	
9 h 33'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-5-12-12
50'.	Lo mismo	0-0-0-1-9-10
10 » 02'.	Excitación mecánica de la piel, más silbido de fuerza media tras el primero un minuto y medio	5-2-6-6-8-6
15'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-1-4-7-11
	EXPERIMENTO DEL 18 DE AGOSTO DE 1907.	
9 » 55'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-5-10-15
50'.	Lo mismo	0-0-1-5-8-14
10 » 05'.	Excitación mecánica de la piel, más silbido de fuerza media tras el segundo, un minuto y medio	0-0 1-5-0-2
20'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-1-2-7-9

Ahora queda por interpretar el agrupamiento empírico de los extraestímulos y determinar la razón de su diferente acción sobre los reflejos retardados. Todas las pruebas experimentales que hemos tenido a nuestra disposición indican que la intensidad del efecto que ellas producen depende de su intensidad fisiológica relativa y de la magnitud de las reacciones generales por las que responde el animal a su acción independiente. La distribución de los extraestímulos en cuatro grupos, representa una clasificación según su intensidad fisiológica. En algunos casos esto se ha visto directamente en los cuadros de datos, en donde intensidades diferentes del mismo estímulo aparecen en diferentes grupos.

La diferencia en los efectos de estos extraestímulos es también revelada por la reacción motora del animal (reflejo investigador). Con estímulos pertenecientes al primer grupo no existe con frecuencia reacción motora en absoluto. Si nosotros pasamos a estímu-

los pertenecientes a otros grupos, la reacción se hace más vigorosa y prolongada. Además, el efecto inhibidor de todos estos extraestímulos que pertenecen al grupo de inhibidores externos, se ve claramente que está en relación con la segunda fase del reflejo retardado. El efecto inhibidor se hace más pronunciado a medida que pasamos del primero al cuarto grupo, y hasta con estímulos pertenecientes al último grupo obtenemos inhibición completa. Así resulta claro que la clasificación representa estímulos de aumento progresivo de efecto fisiológico sobre el organismo, siendo los del primer grupo los de menor efecto.

En los casos en donde un extraestímulo actúa repetidamente sobre un reflejo condicionado retardado, se ve que disminuye su efecto sobre la segunda fase de un modo progresivo. Esto es una prueba más de que la inhibición y desinhibición de los reflejos retardados por extraestímulos está asociada estrechamente con la inhibición externa. Daremos dos experimentos que fueron realizados sobre el perro empleado para el último experimento.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas después de cada 30 segundos.
	Experimento del 15 de Noviembre de 1907.	
10 h 20'.	Excitación mecánica de la piel.	0-0-0-2-8-9
55'.	Excitación mecánica de la piel más silbido.	0-0-1-1-1-4
47'.	Lo mismo	1-1-1-0-1-2
11 » 00'.	Lo mismo	2-2-5-2-2-5
15'.	Lo mismo	1-2-5-10-10-11
27'.	Lo mismo	2-2-2-5-2-12
	Experimento del 20 de Noviembre de 1907.	
10 » 55'.	Excitación mecánica de la piel	0-0-0-8-10-11
47'.	Excitación mecánica de la piel más metrónomo	5-2-1-5-6-5
11 » 00'.	Lo mismo	1-1-2-5-8-9
15'.	Lo mismo	0-0-1-2-8-14
50'.	Lo mismo	0-0-2-5-12-12

Se puede ver por estos dos experimentos, cómo el efecto inhibidor del extraestímulo sobre la fase activa disminuye gradualmen-

te con cada repetición, siendo especialmente regular el restablecimiento del reflejo retardado en el segundo experimento.

Todos estos experimentos, que fueron realizados sobre el mismo animal, se repitieron con el mismo resultado en otros perros. La sola variación fué en la distribución del estímulo entre los cuatro grupos que difieren algo en los diferentes animales. Esto es explicable si se hace notar que la intensidad de las reacciones de los diferentes animales en respuesta a los varios extraestímulos varía considerablemente con el peculiar carácter del sistema nervioso del animal y según su historia anterior.

Así, nosotros llegamos a la conclusión de que la variación en el efecto de los diferentes extraestímulos, sobre los reflejos retardados, son determinados por las diferencias en la intensidad fisiológica de los estímulos.

Cuando la intensidad del extraestímulo es insignificante, el reflejo retardado queda inafectado en cada una de sus dos fases. Cuando la intensidad del extraestímulo es algo mayor, sólo la fase inicial (de ordinario inactiva), resulta afectada, siendo ahora convertida en una fase de actividad. Con una gran intensidad de extraestímulo (fase de ordinario activa), la segunda fase del reflejo retardado se encuentra también afectada y la secreción disminuye considerablemente en magnitud, de tal manera, que se hace igual o incluso menor que la secreción durante la primera fase desinhibida. Finalmente, con una intensidad máxima del extraestímulo, toda la actividad condicionada desaparece y el reflejo retardado está representado en todo el curso de ambas fases por una serie de ceros.

Como resultado de los diferentes efectos sobre las dos fases del reflejo, debidos a la inhibición externa, se destacan claramente dos hechos, que se refieren a la actividad del sistema nervioso central. El primero es que los extraestímulos, actuando sobre la fase positiva del reflejo inhibido y actuando sobre la fase negativa desinhibida, cambian en cada caso el proceso nervioso, que prevalece en aquel momento. El segundo es que el proceso inhibidor es más lábil y más fácilmente afectado que el proceso excitador, siendo influenciado por estímulos de intensidad fisiológica mucho más débil.

Con referencia al segundo punto yo observé el siguiente caso muy instructivo. Leía yo ante el público una serie de lecciones so-

bre reflejos condicionados, con demostraciones experimentales. Estas lecciones se daban en un lugar alejado de nuestros laboratorios, por lo que los animales estaban rodeados por una serie de circunstancias completamente extrañas para ellos. Los cinco o seis experimentos, con reflejos condicionados positivos de la primera lección, fueron llevados a cabo sin novedad. Por el contrario, en la segunda lección, otros cinco o seis experimentos sobre reflejos inhibidores, realizados sobre los mismos perros, fueron otros tantos fracasos, pues todos los reflejos sufrieron desinhibición. Así, pues, los extraestímulos que afectaban a los animales no perturbaron los reflejos condicionados positivos, pero ejercieron una profunda influencia sobre los reflejos inhibidores condicionados, aun cuando el efecto de los extraestímulos fuese debilitado, debido a la repetición. Estos hechos serán discutidos más ampliamente en una lección posterior en relación con otras observaciones que se refieren a las relaciones entre la excitación y la inhibición.

Teniendo en cuenta que la primera fase del reflejo retardado de un modo semejante a la extinción e inhibición condicionada experimentales, envuelve un proceso inhibidor, nosotros podremos esperar una estrecha semejanza entre estos tres procesos. Se ha dicho ya, en los casos de la extinción e inhibición condicionada de un reflejo condicionado positivo definido, que la inhibición se extiende espontáneamente a otros reflejos condicionados y que el grado de esta extensión es determinado por la intensidad fisiológica relativa de los reflejos. Se ha observado, además, que si los reflejos envueltos secundariamente son fisiológicamente más débiles que el reflejo en que la inhibición se desarrolló primariamente, la inhibición que acompaña secundariamente a estos reflejos es completa; pero que si los reflejos envueltos secundariamente son más intensos, sólo se obtiene una inhibición parcial.

En otras palabras, la intensidad de la inhibición primaria es exactamente proporcional a la intensidad del proceso excitador sobre que está basado. Esto mismo se observa en la inhibición de retardo. Una alteración en cualquiera dirección de la intensidad del estímulo condicionado origina una perturbación neta en la relación establecida entre las fases de inhibición y excitación del retardo. Los dos experimentos siguientes sobre este punto fueron realizados sobre el mismo animal que se utilizó en los experimentos precedentes.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas después de cada 30 segundos.
	Experimento del 25 de Octubre de 1907.	
10 h 04'.	Excitación mecánica rítmica de la piel, 18 a 22 veces por minuto	0-0-0-5-8-8
17'.	Lo mismo	1-0-3-6-10-11
30'.	Lo mismo, pero 10 veces por minuto . .	0 0-0-0-3-10
45'.	Lo mismo, pero 18 a 22 veces por minuto.	0-0 0-2-9-17
11 » 00'.	Lo mismo	0-0-0-0-5-16
	Experimento del 29 de Octubre de 1907.	
10 h 06'.	Excitación mecánica rítmica de la piel, 18 a 22 veces por minuto	0-0 0-0 0-3
19'.	Lo mismo	0-0-0-0-2-11
38'.	Lo mismo, pero 38 a 40 veces por minuto,	0-0-0-6-15-14
51'.	Lo mismo, pero 18 a 22 veces por minuto.	0-0-0-0-0-7
11 » 07'.	Lo mismo	0-0-0-0-5-16

Los experimentos demuestran un efecto más definido en el caso de la disminución en la intensidad del estímulo condicionado, que en el caso de un aumento en intensidad, siendo evidentes ambos efectos.

Exactamente como con la extinción y la inhibición condicionada, la intensidad de la inhibición en el retardo depende también de

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas después de cada 30 segundos.
	Experimento del 13 de Diciembre de 1907 (el perro con el alimento de costumbre)	
2 h 40'	El silbido	0-0-0 0-2-6
54'	Lo mismo	0-0-0-2-5-6
3 » 30'	Lo mismo	0-0-0-0-2-5
	Experimento del 15 de Diciembre de 1907 (sobre el mismo perro. pero dejándole dos días sin comer)	
3 » 05'	El silbido	0-2-2-4-4-6
20'	Lo mismo	2-5-5-5-4-6
40'	Lo mismo	1-6-4-5-5-5

la intensidad del estímulo absoluto. Esto puede ser fácilmente demostrado con los estímulos condicionados alimenticios, cuando los reflejos retardados son investigados en el perro o cuando después de alimentado como de costumbre se le somete a un período de hambre. El experimento anterior ilustra este punto. Un silbato de intensidad moderada sirve como estímulo condicionado alimenticio en un reflejo retardado por tres minutos.

Experimentos de esta clase demuestran que si la significación fisiológica del estímulo condicionado es aumentada por privación de comida, la fase inactiva o inhibidora del retardo casi desaparece.

La adición de la intensidad y del postefecto inhibidor, puede ser observada con inhibición de retardo, exactamente como con la extinción y la inhibición condicionada. Esto queda demostrado con un experimento como el que sigue.

Un estímulo táctil de la piel sirve como estímulo condicionado en un reflejo retardado, continuándose la acción aislada de este estímulo durante tres minutos antes de la aplicación del reflejo absoluto.

TIEMPO	Excitador	Segregación de saliva en gotas después de cada 30 segundos.	Observaciones.
10 h 21′ .	Excitación mecánica de la piel, 4 minutos. . .	0-0-0-0-5-10	A los 5 minutos del excitador condicionado se aplica una disolución ácida.
55′ .	Lo mismo	0-0-0-10-18-21	
50′ .	Lo mismo	0-0-0-8-17-25	
11 » 05′ .	Lo mismo, 1 1/2 minutos .	0-0-2-2-0 0	
10′ .	Lo mismo	0-0-1-0-0-0	No se aplica el ácido.
15′ .	Lo mismo	0 0-0-0-0-0	
21′ .	Lo mismo, 4 minutos . .	0-0-0-1-5-5	Se aplica la disolución ácida después de 5 minutos.
55′ .	Lo mismo	0-0-1-5-9-17	
45′ .	Lo mismo, 1 1/2 minutos .	0-0-0-0-0-0	
50′ .	Lo mismo	0-0-0-0-0-0	No se aplica el ácido.
55′ .	Lo mismo	0 0-0-0-0-0	
12 » 00′ .	Lo mismo, 4 minutos . .	0-0-0 0-0-0	

El estímulo táctil, que normalmente produce inhibición durante el primer minuto y medio de su acción aislada, cuando se abrevia de tal modo que no actúe durante el segundo minuto y medio, aso-

ciado con la fase excitadora del reflejo, conduce a tal intensificación de la inhibición, que su aplicación posterior por la totalidad de los tres minutos, reduce considerablemente la fase positiva del reflejo o incluso la hace cesar.

Queda ahora por interpretar el hecho de que en el caso de un reflejo retardado, el mismo estímulo tiene al principio un efecto inhibidor y más tarde un efecto excitador. ¿Qué factor determina estas dos propiedades distintas de un mismo estímulo, actuando bajo condiciones aparentemente idénticas? Nosotros no encontraremos dificultad en relacionar este fenómeno con los datos experimentales, ya considerados en estas lecciones.

En las lecciones tercera y quinta se ha estudiado un número de agentes que pueden ofrecer propiedades condicionadas, ya excitadoras o ya inhibidoras. En particular, se demostró que el factor, duración del tiempo, actúa como un estímulo real fisiológico, y se describieron experimentos en que los intervalos definidos de tiempo aparecen como estímulos efectivos.

Debo llamar muy especialmente la atención sobre el experimento referente al estímulo complejo, compuesto de un estímulo externo referido a un momento definido de tiempo. En este experimento el estímulo externo quedó sin efecto hasta el momento en que era aplicado muy cerca del momento particular, después de la previa administración del ácido, pero cuando este particular momento se aproximaba, el efecto secretor aumentaba gradualmente hasta un máximo. Este es el caso también para los reflejos con retardo.

En los experimentos que acabamos de describir en la presente lección, el estímulo absoluto fué añadido al estímulo externo sólo al acabar los tres minutos; en otras palabras, el estímulo externo mismo, más su duración de tres minutos, constituyen reunidos el estímulo complejo, que fué inmediatamente reforzado, y fué esta combinación particular y no el estímulo condicionado nominal quien adquirió propiedades condicionadas.

El mismo estímulo nominal y un tiempo previo al final del tercer minuto actuaron como un componente de un complejo estimulador diferente, que permaneció no reforzado por el reflejo absoluto y, por consiguiente, se hizo inhibidor, exactamente como cualquier otro estímulo no reforzado. El mismo fenómeno ha sido ya demostrado en el caso de la inhibición condicionada, y en la próxima lección daremos ejemplos muy demostrativos.

En el caso de los reflejos retardados, la significación de la duración de un estímulo puede ser observada de una manera muy completa y simple. Cuando el estímulo externo elegido para la formación de un reflejo condicionado, es aplicado durante un intervalo dado de tiempo, cada momento sucesivo del estímulo forma parte de un complejo estimulador definido y distinto. Es bien sabido con cuanta rapidez nos acostumbramos a los estímulos del olfato, sonido o vista. Esto quiere decir que las células nerviosas que son excitadas pasan a través de una serie de cambios sucesivos fisiológicos. En relación con esto, resulta claro que si un reflejo definido absoluto es evocado repetidamente, coincidiendo con algún estado particular fisiológico de las células cerebrales, es este estado definido, y no otro, el que adquiere una significación condicionada definida.

En la próxima lección se demostrará cuán grande es la extensión de discriminación de las diferentes intensidades de un mismo estímulo, y cómo el estímulo provoca a una cierta intensidad un reflejo positivo y uno inhibidor a otra intensidad. Nosotros tendremos así a nuestra disposición un gran número de buenas pruebas experimentales, que arrojarán una viva luz sobre el fenómeno de la inhibición interna en el retardo.

La posibilidad del desarrrollo de un retardo debe ser siempre considerada al estudiar los reflejos condicionados. Nosotros sabemos que con el fin de determinar la intensidad de excitación en un reflejo condicionado simultáneo o de corto retardo en sus numerosas y delicadas variaciones bajo diferentes condiciones, es necesario aplicar el estímulo condicionado apropiado, sólo por un período de tiempo largo o corto, combinando su acción con la del estímulo absoluto al final de este intervalo. Sólo de esta manera podemos obtener una respuesta refleja mensurable. Este modo de proceder, aun cuando realizado rara vez, tiende a desarrollar un retardo más o menos prolongado, así que junto a un proceso excitador origina también un proceso inhibidor.

La investigación se hace así, naturalmente complicada, pues es necesario tratar con dos procesos simultáneos antagónicos. Por ejemplo, no es fácil obtener por nuestros métodos usuales el verdadero período latente de los reflejos condicionados, teniendo en cuenta que ha sido a menudo descrito en nuestros experimentos, como *período latente*, el que representa en realidad un retardo, esto

es, la interposición de un período inhibidor que debería ser más apropiadamente señalado con el término de *período inhibidor preliminar*, puesto que ciertamente no es el período latente del reflejo.

Con el fin de determinar el verdadero período latente de los reflejos condicionados, es necesario utilizar reflejos que sean en lo posible simultáneos, en que el estímulo absoluto suceda rápidamente al condicionado después de un intervalo de una fracción de segundo. Sólo utilizando tales reflejos y después sus componentes motores capitales, es como nosotros podemos obtener la prueba experimental de que la longitud del verdadero período latente de un reflejo condicionado es realmente del mismo orden que el del período latente de los reflejos de las partes infracorticales y de la médula espinal.

Tales determinaciones han sido introducidas recientemente en nuestras investigaciones. La regularidad e infalibilidad con que estos reflejos pueden ser provocados, constituyen, en nuestra opinión, la mejor prueba de su naturaleza refleja, y a este respecto, diferencias en el período de la latencia no parecen de mucha importancia, teniendo en cuenta que el período latente de los reflejos más bajos está sometido a amplias variaciones, dependientes de la complejidad de las vías centrales y de las conexiones envueltas en el reflejo. Puede ser justamente admitido, sin embargo, y sin perjuicio de nuestra concepción de la naturaleza refleja de los reflejos condicionados, que las conexiones nerviosas son de la mayor complejidad en aquellos reflejos en que toma parte la corteza cerebral.

La resolución de muchos otros problemas concernientes a los reflejos condicionados, tales como el que el proceso excitador desde el momento de su origen, es dificultado por el retardo. A este respecto las diferencias individuales en el carácter del sistema nervioso, pueden ayudarnos extraordinariamente.

Por ejemplo, se ha demostrado anteriormente que en algunos animales el retardo se desarrolla con dificultad, y que el proceso excitador está perturbado, muy ligeramente, o no lo está en absoluto. El experimentador, con el fin de disminuir la influencia del retardo, puede tomar también la precaución de abreviar la acción aislada del estímulo condicionado a un mínimo compatible con la obtención de una secreción de suficiente magnitud para permitir la comparación en las diferentes variaciones del experimento. Por otra parte, existen algunos problemas en la solución de los que, el proceso de

inhibición presenta algunas ventajas, como se demostrará en la próxima lección. Se ve claramente cómo al inquirir las propiedades de los reflejos condicionados, el experimentador ha de adaptar sus métodos al carácter del animal que está a su disposición. *Las pruebas experimentales de que nosotros* hemos tratado en las últimas tres lecciones, demuestran la enorme importancia biológica de la inhibición interna y de los reflejos condicionados. Por medio de la inhibición interna, la actividad *señal* de los hemisferios es corregida y perfeccionada constantemente. En resumen: si en un tiempo dado, una señal, esto es, un estímulo condicionado, se repite varias veces sin acompañamiento del estímulo absoluto, el estímulo condicionado llega a perder su significación, siendo para el organismo una pérdida de energía sin utilidad, y por tanto, después de un corto período de tiempo pierde por entero su papel fisiológico (extinción experimental).

De la misma manera, si un estímulo condicionado se aplica repetidamente junto con otro extraestímulo y la combinación no es seguida por el estímulo absoluto, el estímulo condicionado pierde su efecto condicionado excitador positivo, pero sólo cuando se aplica en la combinación, no cuando se aplica solo (inhibición condicionada).

Finalmente, si se establece un intervalo regular suficiente en duración, entre el comienzo del estímulo condicionado y su refuerzo por el absoluto, el primero se hace inefectivo durante la primera fase de su acción aislada, apareciendo durante su segunda parte un efecto excitador positivo, y éste aumenta progresivamente en intensidad, hasta que se aproxima el momento en que el estímulo absoluto se acostumbra a aplicar (inhibición de retardo).

De esta manera se efectúa una continua y más exacta adaptación del organismo al medio que le rodea, revelando un delicado ajuste en los procesos nerviosos antagónicos de los animales de organización complicada

Como se ha demostrado claramente en las últimas tres lecciones, los fenómenos de extinción, inhibición condicionada y retardo, representan la formación de los reflejos condicionados inhibidores. Los reflejos condicionados inhibidores pueden, sin embargo, ser obtenidos por otro procedimiento totalmente diferente. Si un estímulo inhibidor es aplicado simultánea y repetidamente por cortos períodos de tiempo, junto con algún estímulo neutral, el último desarrolla también una función inhibidora.

Este asunto ha sido especialmente tratado por el Dr. VOLBORTH, quien comenzó por hacer los extraestímulos completamente neutrales, presentándolos repetidamente al animal hasta que cesaron de producir ninguna inhibición del reflejo condicionado positivo, o ninguna desinhibición de los reflejos inhibidores Entonces él hace actuar repetidamente estos estímulos neutros durante cortos intervalos de tiempo con los reflejos condicionados que acaban de ser extinguidos experimentalmente, o con la combinación inhibidora en una inhibición condicionada. Después, repitiendo este procedimiento varias veces, comprobó la acción de este estímulo, hasta entonces neutral, sobre los reflejos condicionados positivos, y de esta manera demostró con éxito que ellos adquieren propiedades inhibidoras definidas.

Con el fin de asegurarse de estos resultados, el Dr. VOLBORTH repitió varias veces estos experimentos, acompañados sólo por un estímulo absoluto de un modo alternativo; no reforzados con otros. Este modo alternativo de refuerzo y no refuerzo, fué adoptado con el fin de prevenir la combinación del estímulo positivo con el nuevo estímulo hasta entonces neutral, adquiriendo un predominio de sus propiedades, ya positivas, ya negativas. Pero más convincente que todos estos experimentos fué otra forma de los mismos en los que el ensayo fué siempre acompañado de un estímulo absoluto. A despecho de los ensayos repetidos de esta clase, las propiedades inhibitorias recientemente adquiridas de los estímulos hasta entonces neutrales, fueron exhibidas de un modo muy marcado. Los siguientes experimentos fueron realizados por el Dr. VOLBORTH, y en ellos se empleó un estímulo natural alimenticio.

El estímulo alimenticio condicionado, después de la extinción fué aplicado repetidamente en combinación con el sonido de un metrónomo que de antemano había sido hecho neutral. Después que este procedimiento fué continuado por algún tiempo, se comprobó una combinación de la acción del metrónomo con un reflejo alimenticio positivo y no extinguido, y esta combinación fué reforzada siempre con el reflejo absoluto.

Resulta claro que el sonido del metrónomo, que fué primero enteramente neutral, ha adquirido propiedades inhibitorias, como resultado de las repetidas aplicaciones con el reflejo condicionado extinguido.

Este nuevo estímulo inhibidor de segundo orden, evidencia

propiedades similares a aquellos estímulos inhibidores que han sido ya considerados, en relación con la extinción experimental, inhibición condicionada y retardo. Por ejemplo, un nuevo estímulo inhibidor de segundo orden, que se ha desarrollado con la ayuda de un reflejo condicionado definido, puede ejercer un efecto inhibidor sobre otros reflejos condicionados. Esto queda demostrado en el siguiente experimento del 15 de Marzo de 1911, en el que se utilizó un perro diferente.

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos.	Segregacion de saliva en gotas al cabo de 30 segundos.
EXPERIMENTO DEL 5 DE SEPTIEMBRE DE 1911, DESPUÉS DE 10 COINCIDENCIAS DE LOS GOLPES DE METRÓNOMO CON EL REFLEJO CONDICIONADO EXTINGUIDO.		
12 h 54'.	Polvo de carne a distancia.	7
1 » 08'	Lo mismo más golpes de metrónomo. .	2
EXPERIMENTO DEL 11 DE DICIEMBRE DE 1911, DESPUÉS DE 19 COINCIDENCIAS DE LOS GOLPES DE METRÓNOMO, CON EL REFLEJO CONDICIONADO EXTINGUIDO.		
11 » 30'	Polvo de carne a distancia.	7
47'	El mismo, más golpes de metrónomo .	1
57'	Polvo de carne a distancia.	5
12 » 07'	Lo mismo	8
EXPERIMENTO DEL 18 DE DICIEMBRE DE 1911, DESPUÉS DE 26 COINCIDENCIAS DE LOS GOLPES DE METRÓNOMO, CON EL REFLEJO CONDICIONADO EXTINGUIDO.		
10 » 55'	Polvo de carne a distancia	9
47'	Lo mismo, más golpes de metrónomo .	1
11 »	Polvo de carne a distancia	12

El sonido de un metrónomo se hizo coincidir con un reflejo alimenticio condicionado natural extinguido; posteriormente se ensayó el efecto de un metrónomo sobre un reflejo condicionado alimenticio artificial, formado por el olor a alcanfor.

Puede verse también en el experimento siguiente, que el efecto del estímulo inhibidor condicionado de segundo orden no está limi-

TIEMPO	Excitador en el curso de 30 segundos	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos
5 h 08'	Aroma de alcanfor	5
21'	Lo mismo	4
40'	Aroma de alcanfor, más golpes de metrónomo	1
55'	Aroma de alcanfor	1
4 » 18'	Lo mismo	5

tado al tiempo de su administración actual, si no que revela también un perfecto inhibidor definido, que está sujeto a adicción. Además, el estímulo inhibidor condicionado de segundo orden está igualmente que el primario, sujeto a desinhibición por agentes pertenecientes al grupo de los inhibidores externos. Así se llega a la siguiente conclusión: cuando estímulos perfectamente neutrales caen sobre los hemisferios en el momento en que en ellos prevalece un estado de inhibición, adquieren una función inhibidora, de tal manera, que cuando ellos actúan posteriormente sobre alguna región del cerebro que se halla en estado de excitación, dan lugar a la inhibición.

Debemos hacer mención aquí de otro punto que merece una referencia especial, y es que cualquier extraestímulo que cae sobre los hemisferios y no origina allí ninguna consecuencia para el animal, cuando se repite, sin embargo, causa el desarrollo espontáneo de una inhibición cortical. Por consiguiente, en el tipo de experimentos descritos aquí, es siempre necesario indagar la extensión en que la adquisición de propiedades inhibidoras de un estímulo hasta entonces neutral, depende de su aplicación simultánea con estímulos inhibidores y hasta qué extensión se desarrollan independientemente estas propiedades inhibidoras.

LECCION 7.ª

Actividad analítica y sintética de los hemisferios cerebrales. - a) Carácter generalizador de los estímulos condicionados. - b) Inhibición diferencial.

LOS estímulos que provocan los reflejos condicionados, actúan perpetuamente como señales de aquellos agentes que por sí mismos son inmediatamente favorables o inmediatamente adversos para el organismo. Tales señales son deducidas, ya de una sola de las propiedades elementales del agente, ya de la totalidad del complejo de dichas propiedades. Esto es posible por el hecho de que el sistema nervioso central posee, por una parte, un mecanismo definido analizador, con ayuda del cual él selecciona de la totalidad de un complejo aquellas unidades elementales que tienen significación, y por otra parte, posee también un mecanismo sintetizador, que integra estas unidades individuales en un excitador complejo. Por lo tanto, al estudiar la actividad de la corteza cerebral, chocaremos necesariamente con fenómenos que representan en sí un neuroanálisis y con otros que representan una neurosíntesis. Las funciones de análisis y síntesis del sistema nervioso central se entremezclan constantemente y constantemente actúan la una sobre la otra.

Cualquier tipo del sistema nervioso puede ser considerado como un aparato analizador, más o menos complejo, que en la realidad admite una serie de subdivisiones para las que se puede aplicar el término de *analizadores nerviosos*. Por ejemplo, el analizador visual selecciona las vibraciones de la luz, y el analizador acústico, las vibraciones del sonido, etc. Además, cada analizador diferencia del medio exterior una serie de estímulos fisiológicos elementales. Con referencia a la estructura de los analizadores, cada uno de ellos se compone, por un lado, de un receptor periférico y

sus nervios aferentes, y por otro, de las células nerviosas que corresponden a la terminación central de las fibras nerviosas. Los receptores periféricos pueden ser considerados como *transformadores* que, en el caso de un analizador simple, son capaces de aceptar solamente una forma definida de energía como estímulo adecuado para la iniciación del impulso de un nervio. Es natural pensar que, tanto los receptores periféricos, como los elementos nerviosos centrales, están comprometidos en la función analizadora del sistema nervioso. El análisis de cualidades de orden inferior, corresponde a las partes más bajas del sistema nervioso central y a aquella substancia nerviosa, poco diferenciada, de los animales que carecen de un sistema nervioso propio. Un organismo privado de hemisferios cerebrales, responde todavía a una gran variedad de estímulos aplicados a su superficie receptora, según el lugar de aplicación, la intensidad y la cualidad de los estímulos. Sin embargo, la más alta actividad analítica de que es capaz un animal, sólo puede ser obtenida con la ayuda de la corteza cerebral.

Es evidente que las complicadas relaciones del organismo animal con el mundo que le rodea, y su adaptación a todas las circunstancias externas y el equilibrio del organismo con el medio externo, marcha paralelamente a la alta actividad analizadora y siempre progresiva del sistema nervioso. En las investigaciones fisiológicas modernas el estudio de la función analítica constituye una parte muy importante de la fisiología de los órganos de los sentidos. Esta parte del estudio de la fisiología ha llegado a un alto grado de desarrollo en manos de fisiólogos tan eminentes como HELMHOLTZ y ofrece considerable número de datos, concernientes a la actividad de la terminación periférica de los analizadores sensoriales y de su terminación en el cerebro. También conocemos gran número de hechos acerca de los límites de la función analizadora en el hombre. Pero el estudio de la fisiología de los órganos de los sentidos, sugiere explicaciones de muchos casos complicados de la función analítica, y ha enunciado leyes fundamentales, con las que esta actividad está conforme. Ahora bien, la mayor parte de este matarial tiene un carácter subjetivo; pues ha sido basado en el estudio de nuestro propio psiquismo; es decir, sobre indicaciones subjetivas elementales de las correlaciones objetivas entre el organismo y el medio que le rodea. Este hecho constituye el defecto capital de esta parte de los estudios fisiológicos; pues se excluye así el estudio de la fun-

ción analítica en todos los demás seres vivos que no sean el hombre, y, por consiguiente, todas las ventajas de la experimentación sobre animales. El método de los reflejos condicionados restituye el estudio de esta función tan importante del sistema nervioso, a la fisiología elemental pura, basada en el método riguroso objetivo de las ciencias naturales. Con su ayuda puede estudiarse la extensión y límites de la función analizadora en diferentes animales y puede mostrarse claramente las leyes que regulan estas funciones. Ciertamente hasta hora resultan pobres los conocimientos que tenemos de la fisiología de la función analizadora en los animales; pero su conocimiento se extiende ampliamente, día por día, y cada vez profundizamos más en nuestro conocimiento de las relaciones del organismo animal con el medio que le rodea.

El primer paso fué hallar un método, por el cual pudiéramos estudiar objetivamente la actividad de los analizadores en los animales por medio de reacciones visibles. Como ya he indicado anteriormente, un cambio cualquiera en el medio externo que rodea al animal, da lugar, si no a reacciones especiales innatas o adquiridas a una reacción, por regla general de orientación, al que llamamos *reflejo investigador*. Es evidente que el reflejo investigador puede ser utilizado para determinar el grado en que el sistema nervioso de un animal determinado, es capaz de discriminar entre varios estímulos.

Supongamos que en el medio de costumbre se produzca, entre otras cosas, un sonido, un tono; entonces, una variación, por pequeña que sea, de este sonido, debe provocar y provocará una reacción de orientación; es decir, una determinada posición del aparato auditivo del animal, con relación a este sonido. Esto mismo puede referirse a cualesquiera otra excitación, sea simple o compuesta, ante la más pequeña de sus variaciones. Pero esto, naturalmente, sólo tendrá lugar en el caso de que el aparato analizador, por la delicadeza de su estructura, sea capaz de apreciar dichas variaciones. Este reflejo puede ser utilizado por sí mismo para un fin de investigación, o mucho mejor, a través de sus efectos inhibitorios sobre los reflejos condicionados, teniendo en cuenta que éstas son las reacciones nerviosas más delicadas de que es capaz el animal. Sin embargo, como procedimiento fijo para el estudio de la actividad analizadora del sistema nervioso, el reflejo investigador ofrece muchos inconvenientes. Uno de los defectos capitales

es que en el caso de estímulo de muy poca intensidad, la reacción es muy transitoria y no puede ser repetida, por lo que resulta inaplicable para una exacta experimentación. La investigación detallada de un reflejo condicionado, por el contrario, proporciona un método eminentemente adecuado para una exacta experimentación e investigación de la función analítica. Un agente externo determinado puede adquirir, utilizando la técnica usual, las propiedades de un estímulo condicionado. Utilizándole repetidas veces, haremos que este estímulo adquiera sus nuevas propiedades de un modo casi definitivo, mientras que, un estímulo muy parecido a él en intensidad, calidad y lugar; pero al que no hayamos reforzado convenientemente, podrá ser diferenciado exactamente del estímulo condicionado positivo que hemos logrado establecer.

El análisis de agentes externos, por medio de los reflejos condicionados, es precedido siempre por lo que nosotros llamamos un período de generalización, que puede ser considerado como una forma de actividad sintetizante.

Por ejemplo, si a un tono de mil vibraciones por segundo le hemos hecho adquirir el carácter de estímulo condicionado, también otros muchos tonos adquirirán espontáneamente este carácter, pero en tanto menor grado cuanto más alejado esté su número de vibraciones y en más o en menos se encuentre distanciado de dicho estímulo. Lo mismo sucederá en el caso de una estimulación táctil en una zona circunscrita de la piel; si a esta estimulación le hemos hecho adquirir el carácter de estímulo condicionado, la estimulación táctil de otras áreas de la piel también lo adquirirá, pero tanto más débilmente, cuanto más alejada se encuentre de la primitiva área de la piel. Lo mismo puede observarse por estímulo de otros órganos receptores. Este desarrollo espontáneo de reflejos accesorios, o, como ya he dicho, de generalización de estímulos, puede ser interpretado desde un punto de vista biológico, por referencia al hecho de que estímulos naturales no son en muchos casos estrictamente constantes, sino que giran alrededor de un estímulo exactamente definido, aunque claro es, todos pertenecen a un grupo común.

Por ejemplo, el sonido que emite un animal peligroso se presenta como un excitador condicionado del reflejo defensivo del animal que hace el papel de víctima. El reflejo de defensa es independiente de las variaciones de intensidad y de timbre del sonido

producido por el animal enemigo, según su distancia, la tensión de sus cuerdas vocales y otros factores semejantes.

Junto a lo que acabamos de indicar, nosotros hemos encontrado en los reflejos condicionados otra fórmula de generalización de importancia vital, aun cuando no aparece tan inmediatamente. Hasta aquí hemos tratado una forma temporal de generalización de un analizador sencillo en el caso de reflejos simultáneos y retardados. En el caso de reflejos condicionados de larga huella, con una pausa de uno a tres minutos, la generalización se hace permanente y de amplio alcance. Los reflejos de huella, parecidos a los reflejos retardados, presentan dos fases, una inactiva, inicial, basada en la inhibición interna, y una segunda basada en la excitación nerviosa. Todo lo que hemos dicho acerca del efecto del extraestímulo sobre estas dos frases, en el caso de los reflejos retardados, es verdad también para las dos fases en los reflejos de huella. Los reflejos de huella, sin embargo, tienen otra característica, y es que muestran un poder de generalización permanente y universal que abarca a todos los analizadores. Por ejemplo, si nosotros establecemos un reflejo condicionado de larga huella por un estímulo cutáneo táctil, veremos que estímulos que pertenecen a otros analizadores, y que nunca se han combinado con el reflejo en cuestión, comienzan a actuar como estímulos condicionados del mismo reflejo de huella. Nosotros trataremos este fenómeno con alguna extensión, teniendo en cuenta que la investigación presenta algunos puntos de interés especial.

Los siguientes experimentos, que tienen relación con esta cuestión, están tomados de las investigaciones de Grossman.

Un estímulo de la piel es utilizado como estímulo condicionado para un reflejo ácido de huella larga; el intervalo entre la terminación del estímulo condicionado y el comienzo del absoluto es un minuto. Los experimentos demuestran el efecto de un estímulo térmico a 0°C y el de un tono musical dado, aplicados ambos por primera vez.

Vemos, pues, que estímulos que anteriormente no tenían conexión con el reflejo ácido, han adquirido ahora la propiedad de excitar este reflejo. Además, el estímulo, aun cuando aplicado por vez primera, actúa de la misma manera que el estímulo utilizado para establecer un reflejo de huella; es decir, que sus efectos se manifiestan no en la época de su aplicación, sino principal o exclusiva-

mente por discontinuidad de su acción. Esta semejanza nos inclina a considerarlos como debidos a una generalización del reflejo original de huella. Pero unos pocos experimentos aislados no eran suficientes para establecer esta conclusión de modo que no ofrezca duda, y en vista del interés intrínseco del fenómeno, fué sometido a una detallada investigación.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante un minuto.	Secreción salival en gotas durante los minutos siguientes al comienzo del estímulo condicionado.	Observaciones
	EXPERIMENTO DEL 6 DE FEBRERO DE 1909.		
11 h 59'.	Táctil	0,5	Reforzado por el ácido.
11 » 55'.	Idem.	0,7	
12 » 6'.	Térmico a 0° C . .	1, 4, 7, 7	No reforzado por el ácido.
12 » 22'.	Táctil	0,4	Reforzado.
	EXPERIMENTO DEL 7 DE FEBRERO DE 1909.		
2 h 56'.	Táctil	0,9	Reforzado por el ácido.
2 » 45'.	Idem.	0,15	
2 » 54'.	Tono.	0, 5, 4, 6, 2, 0	No reforzado.
5 » 2'.	Táctil	0, 0	Reforzado por el ácido.
5 » 10'.	Idem.	0, 1	
5 » 22'.	Idem.	0, 6	

Teniendo en cuenta los hechos experimentales concernientes a los reflejos condicionados, resultan posibles, solamente, dos explicaciones de este fenómeno.

En primer lugar, un reflejo de larga huella se forma siempre lentamente y con dificultad, y observamos en nuestros primeros experimentos que antes de la formación del reflejo de huella, se formaban muy fácilmente reflejos condicionados a cualquier cambio ocurrido, y que coincidía con un estímulo absoluto, el que a veces era causado por el experimentador mismo. Por este motivo, estos experimentos fueron repetidos, alejando al operador de la habitación donde se encontraba el perro, y en nuestros nuevos laboratorios especiales, donde quedaba excluída la influencia extraña por parte del operador. Pero, aun bajo estas condiciones, persistía el carácter generalizador del reflejo de larga huella.

La segunda explicación, muy sujestiva por sí misma, era la siguiente: Cuando los reflejos condicionados eran establecidos en el perro por primera vez, se vió que todas las circunstancias experimentales que le rodeaban, comenzando por la introducción del animal en la sala de experimentos, adquirían propiedades condicionadas. Este reflejo inicial puede ser llamado reflejo condicionado de las circunstancias exteriores. Pero más tarde, cuando hubo aparecido el reflejo especial, debido al estímulo simple, pero constante, todas las otras circunstancias exteriores al animal perdían gradualmente su significación, probablemente debido a un desarrollo gradual de la inhibición interna. Sin embargo, esta inhibición es al principio muy fácilmente desinhibida por un extraestímulo. He aquí un caso que era muy corriente en los laboratorios montados a la antigua, en los que el operador y el perro permanecían juntos en la misma habitación. El reflejo debido a las circunstancias exteriores, daba lugar a la inhibición del reflejo de las glándulas salivales, pero bastaba que yo entrase en la habitación para inspeccionar la marcha de los experimentos, para que de nuevo se estableciese la secreción de la saliva, que persistía mientras yo estaba en la habitación. Yo mismo era, en este caso, el extraestímulo que anulaba la inhibición del reflejo, debido a las circunstancias exteriores, y que, a su vez, este reflejo había inhibido el de la secreción de la saliva. Sin embargo, después de un atento examen, esta explicación hubo de ser descartada. En primer lugar pudo observarse fácilmente una considerable generalización del reflejo de huella larga, incluso en perros, en los que el reflejo, debido a circunstancias exteriores, había sido tan profundamente inhibido que resultaba casi imposible anular esta inhibición. En segundo lugar, la suposición de una anulación de la inhibición, necesitaba una ulterior presunción, que hubo de ser desechada.

Se ha visto ya que la anulación de la inhibición de la fase inactiva fué obtenida inmediatamente a la aplicacion del extraestímulo, es decir, sin que se observara un período latente, como en los reflejos de huella. Si el carácter generalizado de los reflejos de huella no fuese en realidad nada más que la anulación de la inhibición, nosotros deberíamos esperar que todos los estímulos diferentes actuasen también inmediatamente; pero, como nosotros hemos visto, ellos actúan sólo después de su terminación y después de un período de tiempo aproximadamente igual al reflejo de huella establecido

inicialmente. Si se supone todavía que el efecto es debido a la anulación de la inhibición del reflejo, debido a las circunstancias exteriores, entonces, en el caso de los reflejos de huella, todos los estímulos diferentes deben actuar por alguna razón como extraestímulos muy poderosos que no anulen la inhibición de los reflejos, debidos a las circunstancias exteriores; pero temporalmente anulan toda actividad condicionada por producir una poderosa inhibición (como es también el caso con extraestímulos muy poderosos), y la anulación de la inhibición puede ser originada por sus huellas, que representan estímulos débiles. Esta idea, sin embargo, es contradicha por los hechos siguientes: Es sabido que la aplicación repetida de algún poderoso extraestímulo es seguida por una disminución gradual de sus efectos inhibitorios, que da lugar, como hemos visto hace poco, a la anulación de la inhibición. Pero en el caso de los estímulos generalizados de larga huella, el período latente no debe disminuir, a despecho de aplicaciones repetidas. Esto demuestra que la actividad refleja, es debida a una genuina generalización del reflejo de huellas y no a la anulación de la inhibición.

Finalmente hay un hecho sorprendente en el caso de los reflejos de huella que siguen a la aplicación de varios estímulos que no son reforzados, y es que el efecto del estímulo condicionado especial, que estableció experimentalmente el reflejo de huella, disminuye temporalmente, y la secreción puede llegar a cero, hecho que no puede ser puesto de acuerdo con ninguna suposición de las que hemos tratado, de apartamiento o anulación de la inhibición del reflejo, debido a circunstancias exteriores. Realmente, no hay duda que esta debilitación del efecto del estímulo condicionado especial, representa un simple ejemplo de extinción, como el resultado del no refuerzo de un reflejo que ha llegado a generalizarse en los hemisferios. Así se ve que en el curso del establecimiento de reflejos simultáneos y retardados se desenvuelve una temporal generalización en forma de cierto número de reflejos condicionados accesorios a estímulos apropiados. La generalización de los reflejos puede ser efectuada también por medio de todas las circunstancias exteriores que actúan sobre el organismo por la suma total de sus unidades individuales y conduciendo a la formación de lo que nosotros podemos llamar un *reflejo sintético a las circunstancias exteriores*.

En otros casos, principalmente en reflejos de larga huella, ocu-

rre en virtud de las propiedades intrínsecas del sistema nervioso mismo, que estímulos externos individuales toman un carácter más o menos generalizado en su capacidad como estímulos condicionados. En algunos ejemplos, de los referidos anteriormente, es obvio que el hecho de la generalización del estímulo tiene una importancia definida en la natural correlación entre el animal y los agentes que le rodean, pero en otros casos, la generalización puede tener solamente una significación limitada o temporal. En los últimos casos, la conexión aproximada general y bajo ciertas condiciones provechosas de los agentes que rodean al sujeto, agentes tomados como una unidad, es reemplazada por una conexión precisa y definidamente especializada con una unidad definida estimuladora.

Ahora debemos discutir otra cuestión, esto es, de cómo surge la especialización del reflejo condicionado, o en otras palabras, la discriminación de los agentes externos. Primeramente, nosotros nos vimos inclinados a considerar que este efecto podía ser obtenido por dos métodos diferentes. El primer método consistía en repetir el estímulo condicionado definido un gran número de veces, siempre acompañado de un refuerzo, y el segundo método consistía en contrastar el estímulo condicionado, simple y definido, que siempre era acompañado de refuerzo, con diferentes estímulos vecinos, que nunca fueron reforzados. Ahora, sin embargo, nosotros estamos más inclinados a considerar este segundo método como el sólo eficaz, desde que fué observado que la diferenciación absoluta no se obtenía por el primer método, aun cuando el estímulo fuese repetido con refuerzos más de mil veces. Por otra parte se encontró que el contraste por la aplicación de un estímulo simple no reforzado de un estímulo complejo o por la aplicación de un número de estímulos simples no reforzados, correspondiendo cada uno de estos estímulos simples a diferentes miembros de una serie de estímulos complejos, y aun cuando la aplicación de estos estímulos se hiciese a intervalos infrecuentes de días o semanas, ello conducía a una rápida diferenciación. Este método de contraste es el que empleamos ahora siempre en nuestros experimentos como más eficaz para conducir en un espacio de tiempo incomparablemente menor a la diferenciación de los agentes externos.

Nos detendremos ahora en los detalles de la marcha del proceso de diferenciación de los estímulos externos con el auxilio de los reflejos condicionados. Aquí, en primer lugar, debe ser consi-

derado un hecho que al principio nos pareció enigmático. Se pudo observar que cuando después de haber establecido un reflejo condicionado a un estímulo definido, como, por ejemplo, un tono musical determinado, el efecto de otros estímulos de propiedades muy parecidas, como, por ejemplo, otro tono musical vecino al primero; el reflejo condicionado que de él se obtuvo fué mucho menor que el obtenido con el estímulo condicionado original. Después de la repetición de ese estímulo, su efecto se aumenta rápidamente, llega a nivelarse por el efecto del estímulo condicionado original, y después, gradualmente, empieza a disminuir hasta llegar a cero. Esto quiere decir que, al principio, los dos estímulos vecinos se discriminan siempre estrictamente; más tarde esta discriminación desaparece, y posteriormente, y de un modo gradual, se establece de nuevo hasta llegar a ser absoluta. ¿Cómo explicarse este hecho? Para conseguirlo hemos de aprovecharnos de la analogía de este fenómeno con otros analizados anteriormente por nosotros.

Debo recordar que en la formación de la inhibición condicionada un estímulo condicionado fué acompañado al principio por el nuevo estímulo, que más tarde adquirió las propiedades de un inhibidor condicionado; la combinación produjo, o un efecto positivo muy pequeño o quedaba totalmente sin efecto. Más tarde, y aun cuando la combinación inhibitoria no fuese reforzada por el estímulo absoluto, se producía de nuevo rápidamente su plena actividad, y solamente más tarde y por su repetición, su acción se reducía a cero. Entonces explicamos razonadamente este fenómeno como debido a que el agente agregado provocaba una reacción de orientación, en seguida desplegaba su acción inhibitoria sobre el excitador condicionado, con el cual se había combinado. Con la repetición, la reacción de orientación se debilita rápidamente, y la acción del excitador condicionado se restablece momentáneamente para quedar en ulteriores repeticiones sometidas a la inhibición. De modo semejante a como ocurre en el caso de la diferenciación, es posible considerar el estímulo vecino en relación al estímulo condicionado positivo como teniendo dos aspectos: el uno de semejanza y el otro de diferencia del estímulo condicionado positivo. Por estas razones, teniendo en cuenta el aspecto de semejanza, los estímulos vecinos pueden actuar de modo semejante al condicionado positivo; pero en consideración al segundo factor de diferencia que determina un reflejo investigador temporal, tiene lugar una inhibi-

ción externa de efecto excitador, que más tarde sirve de fundamento para el desarrollo de una diferenciación final y permanente del estímulo combinado.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Secreción salival referida a divisiones de la escala, 5 div. = 0,1 cc. durante 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 15 de Febrero de 1917.		
5 h 13'. .	Objeto girando como las agujas de un reloj	27	Reforzado.
5 » 25'. .	Idem, íd., en sentido inverso.	7	No reforzado.
	Experimento del 16 de Febrero de 1917.		
1 » 4'. .	Objeto girando como las agujas del reloj	24	Reforzado.
1 » 14'. .	Idem, íd., íd.	26	Idem.
1 » 25'. .	Idem, íd., íd.	27	Idem.
1 » 54'. .	Idem, íd., en sentido inverso.	10	No reforzado.
	Experimento del 17 de Febrero de 1917.		
2 » 45'. .	Objeto girando en sentido inverso	12	No reforzado.
	Experimento del 18 de Febrero de 1917.		
2 » 48'. .	Objeto girando como las agujas de un reloj	19	Reforzado.
3 » 55'. .	Idem, íd., en sentido inverso.	34	No reforzado.
	Experimento del 20 de Febrero de 1917.		
3 » 7'. .	Objeto girando en sentido inverso	26	No reforzado.
3 » 28'. .	Idem, íd., como las agujas del reloj.	26	Reforzado.
	Experimento del 21 de Febrero de 1917.		
3 » 0'. .	Objeto girando en sentido inverso	12	No reforzado.

La intensidad del reflejo que ha sufrido una inhibición condicionada, disminuye ahora progresivamente con pequeñas fluctuaciones hasta llegar a cero.

La exactitud de esta interpretación es confirmada por la extraordinaria semejanza en el detalle, en el desarrollo de la diferenciación y de la inhibición condicionada. Las mismas variaciones ocurren en ambos casos. La disminución inicial en la energía del reflejo durante las primeras aplicaciones del nuevo estímulo, es seguida a veces por un aumento transitorio en la energía comparado con lo normal; después de esto, el reflejo disminuye invariablemente por bajo del valor normal hasta que finalmente llega a cero de un modo permanente; en muchos casos, sin embargo, la disminución inicial es sucedida por una fase de aumento sobre el nivel normal; después de lo cual el reflejo cae de nuevo a cero con el desarrollo de la diferenciación final. Raramente sucede que un desarrollo de la diferenciación se restablezca sin tales fluctuaciones, o que una disminución gradual del reflejo siga directamente a la gota inicial. Si bien al describir la formación de la inhibición condicionada las fluctuaciones merecieran una particular atención, no obstante, no se dieron protocolos de las mismas. Todo esto se aclarará con la presentación de experimentos análogos sobre el establecimiento de la inhibición diferencial.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Cantidad de saliva recogida por divisiones de escala, 5 div. = 0,1 cc. durante 30 segundos.	Observaciones.
	EXPERIMENTO DEL 12 DE OCTUBRE DE 1917.		
12 h 28'.	Tono	30	Reforzado.
1 » 0'.	Idem.	35	Idem.
1 » 10'.	Semitono.	9	No reforzado.
	EXPERIMENTO DEL 13 DE OCTUBRE DE 1917.		
12 » 54'.	Tono.	36	Reforzado.
1 » 5'.	Idem.	36	Idem.
1 » 12'.	Semitono.	32	No reforzado.
2 » 1'.	Idem.	16	Idem.
2 » 18'.	Tono.	29	Reforzado.

En la primera serie de experimentos, que fueron llevados a cabo por el Dr. GUBERGRITZ, un objeto girando en el sentido de las agujas de un reloj, servía como estímulo condicionado positivo,

mientras que el mismo objeto, girando en sentido inverso, servía como estímulo diferencial.

El reflejo al semitono fluctúa gradualmente, disminuye, y a la trece repetición cae a cero.

Los experimentos anteriores fueron realizados en otro perro. Un tono musical servía como estímulo condicionado alimenticio y su semitono como estímulo diferencial.

El perro utilizado en las series siguientes fué el mismo que el utilizado en las primeras series. Como estímulo alimenticio condicionado se utilizó un círculo luminoso, y un cuadrado luminoso de igual superficie y brillantez para estímulo diferencial.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Cantidad de saliva recogida, por divisiones de escala, 5 div. = 0,1 cc. durante 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 28 de Diciembre de 1917		
2 h 20'	Círculo	14	Reforzado.
1 » 55'	Cuadrado	5	No reforzado.
	Experimento del 29 de Diciembre de 1917		
2 h 44'	Círculo	16	Reforzado.
3 » 0'	Cuadrado	7	No reforzado.
	Experimento del 30 de Diciembre de 1917		
1 h 24'	Círculo	15	Reforzado.
1 » 32'	Cuadrado	10	No reforzado.

Con pequeñas fluctuaciones el reflejo disminuye progresivamente hasta que después de la segunda repetición el cuadrado se hace por completo inefectivo.

En recientes experimentos he puesto en claro algunos otros interesantes puntos, junto a los conexionados con la interferencia del reflejo investigador. En primer lugar, se ha demostrado que la diferenciación de dos estímulos muy cercanos puede ser intentada directamente, y por otra parte, que la misma diferenciación puede ser realizada en etapas, comenzando por la diferenciación del estímulo más apartado. Hay una gran diferencia entre el grado del desenvolvimiento por estos dos métodos. Por ejemplo, si nosotros comenzamos con el primer método, encontramos generalmente que

la diferenciación no se establece, aun después de un considerable número de contrastes entre dos estímulos muy semejantes; pero si nosotros procedemos a establecer la diferenciación de un estímulo muy desemejante, entonces veremos que esta diferenciación se establece muy rápidamente. Los siguientes experimentos del Dr. Guberoritz sirven para ilustrar estas relaciones,

Un círculo de papel blanco se utiliza como estímulo alimenticio, del cual hay que diferenciar un círculo de papel gris del mismo tamaño y color número 10 de la escala de Zimmermann (50 tonalidades del blanco al negro). 75 aplicaciones del círculo gris número 10 sin refuerzo, fueron contrastadas con frecuentes aplicaciones del círculo blanco reforzado, sin lograr producir la más ligera diferenciación. Entonces se pasó a la diferenciación, primero del círculo más obscuro número 35, y después, al número 25 y al número 15, para pasar por último al número 10, lográndose por este método una plena diferenciación con sólo 20 aplicaciones, contando todas en junto.

Un experimento semejante fué realizado en otro perro, con un estímulo visual, pero en una forma modificada. En este caso el estímulo alimenticio condicionado fué un círculo, mientras que el estímulo de diferenciación fué una elipse cortada en la misma clase de papel y de igual superficie, y en la que la relación de los semiejes era de 8 : 9. 70 aplicaciones de la elipse no dieron lugar a diferenciación alguna. De aquí se pasó a diferenciar elipses, primero de una de relación de semiejes de 4 : 5, de 6 : 7 y de 7 : 8, y por último, de 8 : 9, obteniéndose la diferenciación de ésta al cabo de 18 aplicaciones, contando todas en junto.

Al producir la diferenciación por etapas, comenzando con estímulos muy alejados, el desarrollo de esta diferenciación se hace lentamente, especialmente si se desea obtener una diferenciación absoluta. Pero una vez que en la primera etapa se ha alcanzado la diferenciación absoluta o próximo a ella, la diferenciación ulterior se hace con más rapidez, para luego hacerse más lenta cuando nos acercamos al límite de la actividad analizadora.

Ejemplo: Como estímulo condicionado se utilizó un círculo de área determinada, y como estímulo a diferenciar se utilizó elipses del mismo área y blancura, pero con diferentes relaciones entre los semiejes. Para obtener una pronunciación diferenciada de la primera elipse, en la que la relación de los semiejes era de 4 : 5 se requirieron 24 aplicaciones. En este momento el círculo dió lugar a una

secreción de 34 divisiones de la escala en treinta segundos, mientras que el efecto de la elipse fué sólo de 4 divisiones. La elipse siguiente, con una relación de semiejes de 5 : 6 requirió sólo 3 aplicaciones en contraste con el círculo, antes de que fuese completamente diferenciado. Tres repeticiones fueron necesarias también para la elipse siguiente, en la que la relación de los semiejes era de 6 : 7.

Se notará que irregularidades en la curva del desarrollo de la diferenciación no dependen siempre de la influencia perturbadora del reflejo investigador, debido a los estímulos externos; con toda probabilidad ellas son causadas por variaciones en la intensidad de la actividad nerviosa subyacente.

La estabilidad de diferenciación de un estímulo dado puede ser medida por la longitud del tiempo, contando desde la última aplicación del estímulo positivo, durante el cual la diferenciación es mantenida enteramente. Cuando la diferenciación ha sido obtenida sólo recientemente, la longitud del tiempo, durante el cual el estímulo diferenciado llega a cero es corto; la longitud del tiempo aumenta sin embargo; esta longitud de tiempo es, no obstante, mayor, cuando la diferenciación ha llegado a ser más firmemente establecida. En la práctica consideramos una diferenciación como enteramente establecida, cuando ella es mantenida por tiempo no menor de veinticuatro horas.

Nuestros repetidos experimentos han demostrado que puede ser obtenida la misma precisión de diferenciación de varios estímulos, tanto si ellos han sido utilizados en forma de estímulos condicionados, positivos o negativos. He aquí un ejemplo de reflejo condicionado de huella.

El ejemplo siguiente del Dr. Frolof muestra la diferenciación de un estímulo de huella.

Como estímulo alimenticio condicionado se aplican al perro 104 sonidos de metrónomo al minuto. El estímulo condicionado inhibidor de huella fué un tono definido del tubo de un órgano (núm. 16) que se hizo sonar durante quince segundos, y que fué seguido después de una pausa de un minuto, por el estímulo del metrónomo que permaneció en este caso sin refuerzo. Una combinación del metrónomo con un tono de huella próximo al del tubo de órgano (núm. 15) (un intervalo de un tono del primero) fué contrastado con el primero, y siendo reforzado de tal forma que él llegase a ser

un estímulo excitador. La diferenciación de la inhibición de huella se hace visible en el siguiente experimento:

EXPERIMENTO DEL 25 DE ABRIL DE 1922.

TIEMPO	Excitador	Su duración.	Segregación de saliva en divisiones de la escala durante períodos sucesivos de 15 segundos.
1 h 34'.	Tono de un tubo de órgano núm. 16.	15"	0
	Intervalo	60"	0-0-0-0
	Golpes del metrónomo . . .	30"	15-40 (1). No reforzado.
40'. .	Tono de un tubo de órgano núm. 16.	15"	0
	Intervalo	60"	0-0-0-0
	Golpes del metrónomo . . .	30"	0-15. No reforzado.
48'. .	Tono de un tubo de órgano núm. 16.	15"	0
	Intervalo	60"	0-0-0-0
	Golpes del metrónomo . . .	30"	25-65. Reforzado.

Debemos añadir que la diferenciación indicada fué obtenida pasando a través de larga serie de diferenciaciones, comenzando con huellas medidas por segundos y con intervalos más amplios de tonos, pero que una vez desenvuelta la diferenciación pudo ser repetida día por día.

* * *

En cuanto a lo que se refiere a la naturaleza del proceso nervioso, por el que el estímulo condicionado generalizado inicial

(1) Diferenciaciones de inhibidores condicionados de huellas estaban muy fácilmente expuestos a una pérdida de su inhibición y fueron muy inestables. Podemos decir que en los experimentos arriba mencionados, la primera aplicación del tono de un tubo de órgano número 16, que como efecto posterior debía de inhibir la acción secretora del metrónomo, fracasaba cuando era aplicado en estos experimentos como primer estímulo después de un intervalo de veinticuatro horas del experimento precedente. La segunda aplicación del tono de órgano número 16 daba lugar a un efecto posterior inhibidor muy poderoso, dando una secreción de sólo 15 divisiones con un período latente de quince segundos, comparado con una secreción de 90 divisiones con un período latente muy corto al utilizar el tono de un tubo de órgano número 15.

llega a asumir una forma extremadamente especializada, nosotros tenemos pruebas experimentales evidentes y abundantes de que ella está basada en inhibiciones internas; en otras palabras, nosotros debemos decir que el proceso excitador que originariamente es ampliamente extendido en la parte cerebral del analizador, es gradualmente sojuzgado por la inhibición interna, exceptuando solamente aquella parte pequeña que corresponde al estímulo condicionado de que se trate.

Una diferenciación es establecida entre dos estímulos combinados muy cercanos; así, que uno de ellos que es reforzado da un efecto constante positivo condicionado, mientras que el otro, que permanece sin refuerzo, no da lugar a efecto secretorio alguno. Sin embargo, si el estímulo positivo es aplicado un corto tiempo después del diferenciado se encontrará una considerable disminución de sus efectos secretorios.

He aquí un ejemplo de los trabajos del Dr. Bellacof.

Como estímulo condicionado alimenticio se utiliza un tono de un tubo de órgano, y por el método usual del contraste se hace diferenciar netamente otro de una octava más bajo:

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
Experimento del 14 de Febrero de 1911			
12 h 10'.	Tono	5	Reforzado.
25'.	1/6 de tono	0	No reforzado.
26'.	Tono	0,5	Reforzado.
56'.	Idem.	4	Idem.

Se sigue de aquí que después de la aplicación del tono diferenciado queda en el sistema nervioso un estado de inhibición, que es por algún tiempo suficientemente poderoso para debilitar el proceso excitador originado por la aplicación del estímulo positivo.

La inhibición que se observa en la diferenciación puede ser considerada como constituyendo el cuarto tipo de inhibición interna que puede ser llamada *inhibición diferencial*.

A nuestro juicio, sería muy apropiado calificar bajo el apelativo de *inhibición diferencial* a la inhibición condicionada, tenien-

do en cuenta que en ambos casos nosotros tratamos con un alejamiento por medio de inhibición interna del efecto excitador de estímulos simples o complejos, que adquieren sus propiedades excitadoras espontáneamente, en virtud de su parecido parcial al estímulo condicionado positivo original.

El efecto posterior inhibitorio en la inhibición diferencial corresponde exactamente al efecto posterior inhibitorio en la inhibición condicionada, pues ambos se acortan por repetición. Al comienzo persisten por encima de una hora; pero, finalmente, ellos se restringen al espacio de unos pocos segundos.

Debemos hacer observar en este lugar el hecho de que cuanto más fino es el grado de diferenciación tanto mayor es la intensidad del efecto posterior inhibitorio. Los experimentos siguientes del doctor Bellacop ilustran este punto.

Un tono definido representa el estímulo condicionado en un reflejo alimenticio e intervalos de medio tono y $^1/_8$ de tono se utilizan para la diferenciación.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Segregación de la saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 19 de Marzo de 1911		
12 h 17'.	Un tono y medio .	0	No reforzado.
57'.	Tono	4	Reforzado.
1 » 07'.	Idem.	4	Idem.
	Experimento del 29 de Marzo de 1911		
3 h 55'.	Un octavo de tono.	0	No reforzado.
4 » 15'.	Tono	1 $^1/_2$	Reforzado.
30'.	Idem.	4	Idem.

Aparte de la estrecha conexión, ya mencionada, entre la inhibición condicionada y la inhibición diferencial, la última proporciona un estrecho paralelismo con los tres tipos de inhibición interna, de los que hemos tratado en las lecciones precedentes. Así, el efecto posterior inhibitorio en la inhibición diferencial similar a otras formas de inhibición interna, sufre también una adición por repetición del estímulo. Los siguientes experimentos son tomados de nuevo de las investigaciones del Dr. Bellacop.

En otro perro se establece un reflejo alimenticio condicionado para un tono musical definido, mientras que un estímulo inhibitorio, formado por un semitono más bajo, se toma como agente diferencial.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 8 de Junio de 1911		
2 h 5′	Tono	10	Reforzado.
2 » 55′	Semitono.	0	No reforzado.
2 » 58′	Idem.	0	Idem.
2 » 59′	Tono	7	Reforzado.
2 » 50′	Idem.	12	Idem.
	Experimento del 14 de Junio de 1911		
1 h 45′	Tono	12	Reforzado.
2 » 0′	Semitono	0	No reforzado.
2 » 2′	Idem.	0	Idem.
2 » 4′	Idem.	0	Idem.
2 » 6′	Idem.	0	Idem.
2 » 7′	Tono	1,5	Reforzado.
2 » 50′	Idem.	15	Idem.

En la diferenciación, como en los otros tipos de inhibición interna, la intensidad de la inhibición está en relación directa al poder del proceso excitador sobre el que fué establecido, y puede, sin embargo, ser alterado por cualquier aumento en la intensidad del estímulo que desenvolvió las propiedades inhibitorias o por cualquier cambio en la excitabilidad general o local del sistema nervioso central. Para ilustrar esta última condición, nosotros tomaremos ejemplos de inhibición diferencial establecidos sobre la base de un reflejo alimenticio. Si, por ejemplo, al perro se le ha privado de comida por un período de tiempo superior al normal, antes de que el experimento se realice, el aumento en la excitabilidad de la parte del sistema nervioso que toma parte en el reflejo alimenticio, hace por completo inadecuada la inhibición diferencial previamente establecida. Además, si la excitabilidad general del sistema nervioso se ha exagerado, como, por ejemplo, por una inyección de cafeína, se altera también por este hecho la diferenciación previamente establecida.

El efecto de una modificación de la excitabilidad general del sistema nervioso, se encuentra plenamente ilustrada por un experimento del Dr. Nikiforovsky.

Como estímulo condicionado alimenticio utilizó una excitación mecánica de la piel de la pata delantera, y, como estímulo diferencial, la misma excitación sobre la piel de la espalda.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante un minuto.	Secreción salival en gotas durante los minutos sucesivos desde el comienzo del estímulo condicionado.	Observaciones.
12 h 52′ .	Excitación mecánica de la espalda	0, 0, 0	No reforzado.
1 » 5′ .	Idem, id., de la pata delantera . .	5	Reforzado.
	Inyección subcutánea de 5 cc. de una solución de cafeína al 1 %		
1 » 18′ .	Excitación mecánica de la pata delantera	4	Reforzado.
1 » 35′ .	Idem, íd., de la espalda	5, 5, 2	No reforzado.
1 » 45′ .	Idem, íd., de la pata delantera . .	7	Reforzado.

Finalmente, como en los otros tres grupos de inhibición interna, la inhibición diferencial está sometida a perder su efecto y se

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Secreción salival en gotas en 30 segundos.	Observaciones
	EXPERIMENTO DEL 18 DE JUNIO DE 1911.		
12 h 50′ .	Tono	5,5	Reforzado.
1 » 0′ .	Intervalo de una octava.	0,0	No reforzado.
1 » 20′ .	Tono	5	Reforzado.
1 » 55′ .	Tono de un intervalo de una octava más el olor del acetato de amilo	2,2	No reforzado.
	EXPERIMENTO DEL 23 DE JUNIO DE 1911.		
11 » 55′ .	Tono	4	Reforzado.
12 » 10′ .	Tono de una octava de intervalo más el sonido del agua. . . .	2,1	No reforzado.
12 » 30′ .	Tono	5	Reforzado.
12 » 40′ .	Idem.	5	Idem.

hace temporalmente ausente, bajo la influencia de los más pequeños extraestímulos pertenecientes al grupo de los inhibidores externos.

Dos experimentos del Dr. Beliakof, realizados en el mismo animal, ilustran lo que acabamos de decir.

Un tono de 800 vibraciones por minuto sirve como estímulo condicionado alimenticio, y otro tono de una octava de intervalo se utiliza como agente diferencial. El sonido de barboteo del agua y el olor del acetato de amilo, sirven como extraestímulos que por sí mismos no producían secreción salival.

Es interesante hacer notar que el efecto de suspensión de la inhibición puede ser obtenido también, cuando estímulos extraños moderados influencian los hemisferios, mientras el efecto prolongado de la inhibición diferencial persista todavía.

El siguiente es un experimento ejecutado por el Dr. Beliakof sobre el mismo animal.

TIEMPO	Estímulo durante 30 segundos.	Secreción salival en gotas	Observaciones
11 h 10′ .	Tono	4, 5 durante 30″. .	Reforzado.
11 » 50′ .	Idem	4 » » . .	Idem.
11 » 40′ .	Tono octavo más bajo	0 » » . .	No reforzado.
11 » 44′ .	Idem, íd.	0 » » . .	Idem.
11 » 44 1/2	Metrónomo durante un minuto. .	1 1/2 » 1′ . .	Idem.

Entre los estímulos que hemos empleado, los hubo que provocaron, no una reacción investigadora ordinaria, sino un reflejo específico de mayor intensidad y complejidad, y, en estos casos, el efecto posterior de suspensión de la inhibición era mucho más prolongado. Un ejemplo de la utilización de un extraestímulo puede de nuevo tomarse de un experimento del Dr. Belinkof, realizado en el mismo animal que antes.

Como extraestímulo, se empleó una corneta de juguete, que producía sonidos bruscos, variados y desafinados en alto grado. Ante esta excitación, el perro reaccionaba fuertemente, ladrando, estremeciéndose y pugnando por soltar sus ligaduras.

Los experimentos comentados en esta lección, no dejan duda de que el establecimiento de la diferenciación está fundamentado en el desarrollo de la inhibición interna respecto al agente diferenciado.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Secreción salival en gotas en períodos sucesivos de 30 segundos.	Observaciones.
10 h 58′: . .	Sonido de la trompeta . . .	0	Estímulo no reforzado.
10 » 48′ 30″ .	Tono inhibidor (812 v.). . .	6-5-2	
11 » 3′. . .	Idem	5-1-1	
11 » 8′. . .	Idem	1-1-1	
11 » 11′. . .	Tono inhibitorio (812 v.) . .	1 1/2-1 1/2-0	
11 » 15′. . .	Idem	Trazas.	

Como resultado de nuestros experimentos, nos vemos forzados a la conclusión de que existe una importante diferencia entre la forma grosera de diferenciación, dependiente de la inhibición externa, y la forma más fina que depende de la inhibición interna. La primera y más generalizada forma de inhibición es llevada a cabo por la intervención de un proceso excitador, en muchos casos en forma de un reflejo investigador, y éste tiene solamente un efecto secundario inhibidor o de suspensión de la inhibición sobre los reflejos condicionados. La segunda es realizada por un desarrollo primario de un proceso inhibidor, resultando, por decirlo así, de un conflicto entre la excitación y la inhibición. La supremacía del proceso inhibidor es alcanzada, a veces, con dificultad, y, en algunos casos, está incluso más allá del poder del sistema nervioso para resolver el conflicto en favor de uno u otro proceso. En este último caso, el antagonismo entre el proceso inhibidor y el excitador, no conduce siempre a la plena utilización, en lo que se refiere al beneficio general del organismo, de los resultados del análisis de los estímulos externos. Siendo esto así, el estudio de la actividad analizadora del sistema nervioso por el método de los reflejos condicionados, tendrá sus limitaciones, lo que constituye un problema del mayor interés.

LECCIÓN 8.ª

Actividad analítica y sintética de los hemisferios cerebrales (continuación).- c) Ejemplos de actividad analítica. - d) Síntesis y análisis de estímulos complejos simultáneos. - e) Síntesis y análisis de estímulos complejos y sucesivos.

HEMOS visto en la lección precedente que el animal, al principio, generaliza cualquier estímulo individual definido; pero que con la repetición del estímulo, éste se hace más y más especializado como resultado del desenvolvimiento de un proceso inhibitorio (diferenciación). En esta forma final, los reflejos condicionados proporcionan un método seguro para un estudio experimental del alcance y límites de la actividad de los diferentes analizadores corticales. Nuestro conocimiento de los diferentes analizadores del perro, ha progresado recientemente de un modo considerable por la ayuda del estudio de los reflejos condicionados, hecho que proporciona un ejemplo brillante de la utilidad de este medio de investigación.

En relación a estas investigaciones es preciso decir que la mayoría de las dificultades que se han encontrado en el curso de los trabajos, no dependían de la parte fisiológica de la técnica, sino de la parte instrumental, pues en muchas ocasiones era muy difícil construir el aparato adecuado.

Lo más importante era hacer un instrumento capaz de producir un estímulo elemental invariable y perfectamente aislado, y además de un determinado grado de intensidad. Esto es, sin embargo, a menudo, prácticamente imposible. Por ejemplo, es difícil en extremo construir un aparato para la estimulación táctil de la piel, que no produzca al mismo tiempo el más ligero sonido durante su aplica-

ción. Asimismo es también muy difícil obtener una variación en una tonalidad de un sonido sin alterar al mismo tiempo su intensidad. Verdaderamente, me parece a mí, que en las investigaciones futuras se pondrá de manifiesto una interesante competencia entre la delicadeza del sistema nervioso analizador y la destreza del constructor de instrumentos.

Y ahora volvamos a la consideración de los experimentos a nuestra disposición, comenzando por el analizador visual del perro. Respecto a este analizador, la discriminación de la luminosidad se encontró que era muy superior a la del hombre.

Así, por ejemplo, se estableció en el perro un reflejo condicionado a la presentación de una pantalla negra pintada uniformemente sin la línea más pequeña y sin punto alguno. De esta pantalla se hizo diferenciar otra del mismo tamaño, pero blanca, y por el método del contraste. Además el experimentador disponía de una serie de pantallas de diferentes tonalidades graduales, pasando del blanco al gris, y por último al negro (50 números de la escala de ZIMMERMANN). Después que el blanco ha sido francamente diferenciado, se ha utilizado el mismo método de contraste, hasta obtener las más finas diferenciaciones de las tonalidades grises, que se aproximaban más o menos al negro. Se encontró que de esta manera el analizador del perro era capaz de distinguir graduaciones como las que representaban los números 49 y 50 de la escala, mientras que el ojo humano no podía diferenciar estas vecinas tonalidades, tanto si se pretendía alcanzar esta diferenciación simultáneamente o con intervalos de tiempo diferentes. Lo mismo sucedió para otras tonalidades más alejadas de la escala. El experimento siguiente del doctor PROLOF, demuestra una evidente, si bien no absoluta, diferenciación de las pantallas 49 y 50.

TIEMPO	Estímulo aplicado durante 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
3 h 13'. .	Pantalla número 50.	10	
4 » 1'. .	» » 50.	12	Reforzada.
4 » 9'. .	» » 49.	6	No reforzada.

Así resulta evidente que, en cuanto al análisis de la intensidad de iluminación, el analizador visual del perro está tan desarrollado,

que somos incapaces de determinar el límite adonde esa actividad analizadora se extiende.

En cuanto al análisis de los colores, el resultado obtenido fué por completo diferente. El Dr. L. A. Orbely, en una primera serie de experimentos fué incapaz de descubrir en sus perros ninguna diferenciación de colores. En una segunda serie de experimentos obtuvo resultados positivos, aun cuando estos experimentos no eran irreprochables.

Los resultados obtenidos por otros investigadores, tanto rusos como extranjeros, nos conducen a la conclusión de que la visión de los colores en el perro se presenta sólo en una forma muy rudimentaria, y que en muchos perros no puede descubrirse.

En lo que se refiere a la diferenciación de la forma son de citar los experimentos del Dr. N. R. Shenger-Krestovnikof. En un perro se elaboró un reflejo alimenticio condicionado por medio de un círculo luminoso, que fué proyectado sobre una pantalla situada frente al perro. Después que el reflejo alcanzó una intensidad constante, se procedió a que el perro diferenciara el círculo, de un número de elipses de igual área y luminosidad. En la primera de las elipses la relación de los semiejes era de 2 : 1 y la diferenciación se hizo con facilidad. A continuación se hizo la diferenciación de elipses que cada vez se aproximaban por su forma más y más al círculo, y que requerían, por consiguiente, más delicado trabajo para la diferenciación. La elipse de relación de semiejes 9 : 8 señaló el límite del poder diferenciador. Con la repetición de los experimentos, la diferenciación desapareció gradualmente y al mismo tiempo desaparecieron también las anteriores diferenciaciones más rudimentarias. Para renovar éstas fué preciso trabajar cuidadosamente desde el comienzo; es decir, con la elipse de relación de semiejes 2 : 1.

Cuando fueron conseguidas las discriminaciones más groseras, se intentó la de la elipse de relación de semiejes 9 : 8. En la primera aplicación no se obtuvo éxito. Nuevos ensayos condujeron a los mismos resultados que antes; es decir, que no sólo no fué posible obtener una nueva diferenciación, sino que las anteriores desaparecieron. En este fenómeno tenemos una reproducción clara del caso referido al final de la lección precedente. Cuando se intenta discriminar estas pequeñas diferencias de estímulo, el hecho de esta discriminación o análisis es posible; pero las relaciones exis-

tentes entre los procesos excitadores e inhibidores, parecen ofrecer un obstáculo insuperable para su continuación y para su utilización permanente por el animal en forma de reacción refleja apropiada.

En otros experimentos nuestros se trató de obtener la diferenciación de figuras y puntos que se movían; pero el límite de discriminación en estos casos no fué determinado.

La actividad analítica del aparato acústico del perro fué investigada con especial detalle y en muy diversas direcciones.

En primer lugar, nosotros consideraremos el análisis de las diferentes intensidades del mismo sonido. Se encontró que un grado definido de intensidad de un sonido, pudo ser convertido en un estímulo condicionado estable, y pudo ser diferenciado de una intensidad un poco mayor o menor del mismo sonido. (Experimento del Dr. Tichomirof). Por desgracia, los experimentos de este autor se realizaron en una forma bastante simple. Un tono de 1.740 vibraciones fué recibido en un tubo de órgano a una presión constante de 3,6-3,8 cm. de agua por medio de un espirómetro. Este tubo de órgano se encontraba asegurado en el centro de un tablero de madera cubierto con una tapa de algodón. Por encima de la mesa, y sobre el tubo del órgano, se encontraba suspendida una caja de madera, abierta por abajo, y cubierta de algodón en su interior. Elevando esta caja a diferentes alturas, se podría obtener un apagamiento definido del sonido del tubo. El límite de diferenciación de las intensidades de un sonido dado, podía ser determinado ahora en el perro, comparándolo con el hombre. Así se encontró que una intensidad muy cercana a otra empleada como estímulo condicionado positivo, pudo ser diferenciada por el perro con una precisión absoluta, hasta después de una pausa de diecisiete horas, mientras que el experimentador mismo no pudo diferenciar estos sonidos más que cuando eran producidos, pero no algún tiempo después.

El siguiente es un ejemplo de tales experimentos.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
4 h 28'. .	Sonido acostumbrado.	6	Reforzado.
45'. .	El mismo tono, pero de una intensidad un poco menor. . .	0	No reforzado.
49'. .	Sonido acostumbrado.	5	Reforzado.

En otros experimentos posteriores, la intensidad del tono inhibitorio se tomó más cercana a la intensidad utilizada para el estímulo condicionado positivo, y la diferenciación absoluta fué obtenida aun después de una pausa de tres hora entre los estímulos. Desgraciadamente, estos experimentos se realizaron en nuestros antiguos laboratorios, en donde el efecto del estímulo inhibitorio fué fácilmente alterado y yo deseo vivamente repetir estos experimentos en mejores condiciones en nuestros nuevos laboratorios. Un gran número de experimentos se realizaron para la diferenciación de la altura del sonido. Para producir tonos de diferentes alturas se emplearon instrumentos de viento, y el límite de los tonos que fueron diferenciados, eran de intervalos de 1/8 de tono (800 y 812 vibraciones). Como ya se ha dicho en la lección anterior, este intervalo fué diferenciado perfectamente por el analizador acústico del perro. No fué posible determinar el límite fisiológico de diferenciación de la altura de los tonos, con más finura que la de 1/8 de tono; pues no estábamos seguros de que nuestros aparatos pudiesen reproducir seguramente intervalos más pequeños. La repetición de estos experimentos por la utilización de tonos puros producidos por teléfonos con resonadores, demostró que esta diferenciación podría ser obtenida tan fácilmente como con tonos de instrumentos. (Experimentos de los doctores Anlep y Manuilof). El límite superior auditivo del perro fue demostrado por el Dr. Bourmakin con el uso del silbato de Galton, y por el Dr. Andreev con el uso de un aparato que producía tonos puros muy altos. Los reflejos condicionados fueron sucesivamente establecidos para tonos de tal altura que no eran ya percibidos por el hombre. Fué muy interesante observar cuán precisamente el perro reaccionaba a sonidos no existentes para el oído humano.

La diferenciación del timbre y la diferenciación de la dirección de los sonidos fué sometida también a investigación; pero no pudo comprobarse el límite exacto de diferenciación en el caso de estas cualidades especiales.

Al mismo tiempo que discutimos la capacidad funcional del analizador acústico, referiremos aquellos experimentos en los que la diferenciación fué basada, no sobre la diferencia en las propiedades de los sonidos, sino en diferencia en el ritmo de las sucesivas aplicaciones de un mismo sonido simple. El sonido en este caso fué producido por un metrónomo que sonaba regularmente,

pero a intervalos diferentes en cada uno de los experimentos. Las diferenciaciones de este tipo fueron fácilmente obtenidas; pero el mayor interés de estas investigaciones, estribaba en la determinación del límite de diferenciación que para el perro fué mucho más sutil que en el hombre. El perro fué capaz de diferenciar exactamente entre 100 y 96 sonidos por minuto, aun cuando fuesen aplicados a muy largos intervalos uno de otro (esto es, una discriminación de 0,024 segundos).

Unos pocos experimentos se realizaron con los analizadores para los estímulos cutáneos, táctil y térmico. La diferenciación pudo ser fácilmente establecida para la estimulación de lugar, siendo ésta muy precisa, aunque no se pudo investigar su límite.

También pudieron ser obtenidas diferenciaciones para estímulos táctiles distintos, como, por ejemplo: con la presión con superficie lisa o rugosa, sensación del peinado, picoteo con el cepillo de cardar en diferentes posiciones y el peinado en diferentes direcciones. Además, se obtuvo la diferenciación para grados distintos de temperatura.

El analizador más perfecto en el perro, es el analizador químico del olfato; pero nuestros experimentos en este sentido fueron escasos, debido a dificultades de técnica instrumental. Es excesivamente difícil, si no imposible, actualmente, obtener la misma seguridad en la graduación de los estímulos olfatorios que para cualquier otro estímulo. Es imposible también limitar la acción de los estímulos olfatorios por un período exacto de tiempo. Además, nosotros no conocemos ningún criterio objetivo por el cual puedan ser determinadas las variaciones en la intensidad de los olores. Por esta razón, pudieron realizarse muy pocos experimentos. La diferenciación fué obtenida para los aromas del alcanfor, vainilla y otros varios. Algunos de ellos fueron convertidos en estímulos alimenticios condicionados o estímulos condicionados positivos para ácido, mientras que otros ofrecieron propiedades correspondientes inhibitorias. También se realizaron experimentos para diferenciar mezclas de olores, en los que algunos nuevos aromas fueron introducidos.

Últimamente, se obtuvieron algunos datos experimentales concernientes al analizador químico del gusto. En este caso, el asunto fué más complicado, porque el estímulo absoluto que se empleó usualmente en estos experimentos (comida y sustancias repugnan-

tes), ambas actúan sobre este analizador. Para estudiar el analizador del gusto de una manera semejante a la empleada para otros analizadores, sería necesario emplear un reflejo absoluto que perteneciera a algún otro analizador y utilizar varios estímulos gustativos para establecer los reflejos condicionados correspondientes positivos y negativos. Experimentos de esta clase no han sido realizados. Nosotros adoptamos, sin embargo, otro método, en el que se establecieron un número de reflejos condicionados y en el que cada uno estaba asociado con una sustancia diferente, nutritiva o repugnante (polvo de carne, corteza de pan, azúcar, queso, ácido, soda, etc.), observándose entonces su interacción y mutua inhibición. Los siguientes son ejemplos de experimentos de esta clase, realizados por el Dr. Egorof.

Un estímulo táctil de la piel fué hecho estímulo condicionado al consumir una mezcla de polvo de carne y corteza de pan, y un objeto giratorio fué utilizado como estímulo condicionado al consumir queso de Holanda.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
3 h 12'. .	Excitación mecánica de la piel.	5	Reforzados por sus correspondientes estímulos absolutos.
29'. .	Idem.	5	
50'. .	Objeto que gira.	8	
57'. .	Excitación mecánica de la piel.	0,5	
4 » 4'. .	Idem.	2,5	
11'. .	Idem.	5	

Teniendo en cuenta que el estímulo condicionado, el objeto rotador fué reforzado por la administración de queso, el experimento anterior no nos explica si la disminución subsiguiente en el reflejo condicionado al estímulo táctil (esto es, el estímulo condicionado para la carne y pan) fué debido al estímulo condicionado del objeto giratorio o a su agente del refuerzo, esto es, al queso. Para determinar este punto, fueron realizados experimentos, utilizando un estímulo condicionado, pero sin refuerzo. El siguiente es un ejemplo de tal experimento.

El estímulo táctil de la piel ocasiona en el perro una secreción condicionada, variando de cinco a seis gotas durante treinta segun-

dos. El estímulo del objeto giratorio que he aplicado anteriormente al estímulo táctil, permanece sin refuerzo.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
3 h 12'. .	Objeto que gira.	8	No reforzado.
20'. .	Excitación mecánica de la piel.	2	Reforzado después de 30 segundos.
55'. .	Idem.	1	Idem.
45'. .	Idem.	1	Los reflejos reforzados simultáneamente con el comienzo del estímulo táctil.
0 » 00'. .	Idem.	1	
17'. .	Idem.	2,5	Reforzado después de 30 segundos.
58'. .	Idem.	2	Idem.

La muy considerable y prolongada disminución del reflejo al estímulo táctil, demuestra que lo que está comprometido en este caso, es la actividad analizadora de la parte cerebral del analizador químico del gusto, desde el momento en que el estímulo condicionado al queso fué suficiente por sí mismo, sin refuerzo, para dar lugar a una profunda disminución en el reflejo al estímulo táctil.

En otros experimentos realizados por el Dr. Savich, el reflejo condicionado natural fué obtenido por el empleo de polvos de carne y azúcar granulada. La dieta usual del perro era antes del experimento unas gachas de harina de avena con carne y pan. Más tarde se eliminó de la comida la carne y el pan; pero se adicionó una gran cantidad de azúcar a las gachas. Después de esta dieta, el reflejo condicionado a la aparición de polvos de carne se vió que estaba considerablemente aumentado, mientras que el reflejo a la aparición de la fruta había desaparecido casi enteramente.

El Dr. Hasen realizó experimentos semejantes, pero con gran precisión de detalle, estableciendo reflejos condicionados a sustancias repulsivas. Él tomó apoyo en dos hechos que han sido anteriormente indicados al tratar de los reflejos a las sustancias ácidas. En la mayor parte de los casos, la magnitud de ambos reflejos: condiciona-

dos y absolutos, aumenta gradualmente hasta el final de los experimentos realizados en el día, y la magnitud de estos reflejos aumenta también, hasta cierto máximo, en el curso de una serie de experimentos realizados en días sucesivos. El Dr. Hasen modificó su experimento de la siguiente manera: Después de la primera aplicación del estímulo condicionado, que fué reforzado, el ácido fué aplicado diferentes veces sin el estímulo condicionado, aplicándose, finalmente, de nuevo el estímulo condicionado. El efecto del estímulo condicionado en esta última aplicación, se encontró siempre aumentado, en comparación con el efecto de la primera aplicación.

En una última serie de experimentos, que fueron realizados sobre dos perros, las maniobras se interrumpieron por tres intervalos de cinco días en una serie de experimentos, y de tres días en otra. Durante el primer intervalo, un perro recibió, en forma de enema y el otro a través de un tubo estomacal, una considerable cantidad de disolución ácida. Durante el segundo intervalo, se administró de forma semejante una solución de carbonato de sodio, y durante el tercer intervalo, los perros no recibieron inyecciones de ninguna clase. Los reflejos condicionados y los absolutos fueron comprobados después de cada uno de estos intervalos. Como resultado se encontró que, después del intervalo en el que fué aplicado el ácido, la magnitud de los reflejos permaneció la misma o ligeramente disminuída, en comparación con los experimentos que precedían a la pausa; después del intervalo en que no se administraba nada, los reflejos disminuían considerablemente, y todavía más después de la introducción de la soda.

En el curso de los experimentos diarios, se introdujo en la boca de uno de estos perros una cantidad determinada de ácido, dando lugar a que la glándula submaxilar segregara una cantidad de saliva de 5,1 cc., mientras que el estímulo condicionado dió lugar a una secreción de 4 gotas durante treinta segundos. Después del intervalo en que nada se administró, la cantidad de saliva fué de 3,8 cc. y 2 gotas, respectivamente. Después del intervalo en el que se utilizó el carbonato de sodio, 3,7 cc. y 0 gotas, respectivamente.

Finalmente, después del intervalo en que se administró el ácido, la secreción obtenida fué de 4,5 cc. y 3 gotas, respectivamente. De esta manera resulta evidente que las variaciones en la composición química de la sangre, que resultan del exceso de ácido o álcali,

fueron diferenciadas por las terminaciones del analizador químico, diferenciación que se manifestó por el aumento o disminución de la excitabilidad de la parte central del analizador. Cuando el animal absorbió un exceso de ácido, la excitabilidad de la «parte ácida» del analizador químico aumentó, así que, al encontrarse con más ácido en el mundo exterior, respondería a ello con reflejos vigorosos de expulsión, con el fin de eliminar el exceso de ácido, que podría serle perjudicial. Lo mismo ocurre en el caso de sustancias nutritivas, observándose un aumento o disminución en las reacciones positivas o negativas a sustancias diferentes o a cantidades distintas de ellas. Así, pues, se ve que el analizador químico del gusto, en su parte central, forma un lazo de unión entre los medios externo e interno del organismo y la regulación de sus relaciones, asegura una cierta constancia del medio interno.

Los experimentos que acabo de describir y que, desgraciadamente, no pudieron ser repetidos posteriormente, pertenecen al primer período de nuestras investigaciones en momentos en que la novedad y complejidad del sujeto daba lugar a numerosas causas de error. A pesar de ello, el estudio del analizador químico del gusto conduce a resultados interesantes, utilizando los reflejos condicionados.

En lo que se refiere a la actividad sintética del sistema nervioso, en comparación con la actividad analizadora, poco conocemos hasta el presente. Sería para nosotros inútil intentar discutir la naturaleza del mecanismo íntimo de este proceso; yo opino que, en lo futuro, la actividad sintetizante será referida a propiedades físicoquímicas de las membranas sinápticas o de la anastomosis de las neurofibrillas. Nuestra misión inmediata debe consistir en acumular material experimental, concerniente a la actividad sintetizante.

En lo que se refiere a la transformación de los reflejos condicionados en sí mismos, que es la primera expresión de la actividad sintetizante, y que ha formado constantemente el punto de partida de nuestras investigaciones, nosotros hemos examinado también las propiedades del estímulo condicionado complejo. Estímulos complejos fueron utilizados por acción sucesiva o simultánea de sus partes componentes.

En el caso de los estímulos simultáneos compuestos, han sido observadas las relaciones siguientes:

Cuando para el estímulo complejo se toman excitaciones que

se refieran a diferentes analizadores, el efecto de una de ellas impedirá, más o menos completamente, el efecto de las otras, y esto, independientemente, del número del refuerzo del estímulo compuesto. Por ejemplo: Un componente táctil, mecánico, de un complejo estimulador, oscurece la acción de un componente termal, y un componente auditivo oscurece la acción de un componente visual, y así por el estilo. En el siguiente experimento del Dr. PALLARIN se estableció un reflejo condicionado al estímulo ácido, con la aplicación simultánea de un estímulo térmico a 0 grados y a un estímulo táctil de la piel. Fueron hechas pruebas, tanto del estímulo complejo como de la aplicación aislada de sus componentes individuales.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en centímetros cúbicos después de un minuto.
11 h 15'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	0,8
12 » 45'.	Enfriamiento	0,0
1 » 10'.	Excitación mecánica de la piel más enfriamiento	0,7

Otro ejemplo podemos tomar de un experimento del Dr. ZELIONOF. Un reflejo alimenticio condicionado se estableció por acción simultánea del tono *la* menor del diapasón acústico. (Muy apagado por su colocación en el cajón de madera forrado con algodón) y por un estímulo visual, por tres lámparas eléctricas colocadas frente al perro en una habitación algo oscura.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.
3 h 57'.	Tono más lámparas.	8
49'.	Lámparas	0

En estos experimentos, la acción de los componentes térmico y visual por sí mismos fué inefectiva, siendo oscurecida completamente por los otros componentes. Es obvio, sin embargo, que los componentes inefectivos en los complejos estimuladores, pueden fácilmente adquirir poderosas propiedades condicionadas por refuerzos independientes por fuera de la combinación. La verdadera

interpretación del fenómeno que acabamos de transcribir, es derivada de los experimentos en los que ambos componentes del estímulo pertenecen a un mismo analizador. Por ejemplo, en un experimento, fué unificado como componente en un complejo estimulador, dos tonos diferentes que parecieron al oído humano de igual intensidad. Cuando el reflejo condicionado al estímulo complejo fué plenamente establecido, los tonos, por separados, produjeron igual efecto.

En otros experimentos, un reflejo condicionado fué formado a un complejo en el que dos tonos individuales eran de intensidad muy diferente. El efecto del tono de más débil intensidad, cuando se probó por separado, produce un efecto muy pequeño o no produce efecto alguno. Este caso aparece en el siguiente experimento del Dr. Zelionof. Un reflejo alimenticio fué establecido en el perro por un estímulo complejo, formado por el sonido de un silbato y por un tono *si* menor del diapasón acústico. Ambos sonidos parecieron al oído humano de igual intensidad, y ambos, separadamente, dieron lugar a la secreción de 19 gotas de saliva durante un minuto. Además de esto, se estableció otro reflejo a un estímulo complejo, compuesto del mismo sonido del silbato y de un tono del diapasón acústico de menor intensidad. El sonido del silbato dió lugar a la secreción de 7 gotas de saliva durante treinta segundos, y de una sola gota al tono del diapasón.

En estos experimentos resulta evidente que el apagamiento de un estímulo por otro, perteneciente al mismo analizador, es determinado por diferencias en su intensidad, y es natural presumir que esta excitación pueda ser también aplicada a los estímulos complejos, en los que sus componentes pertenecen a analizadores distintos. Bajo esta suposición los estímulos cutáneos táctiles de nuestros experimentos deberían ser considerados como siendo relativamente de más intensidad que los estímulos cutáneos térmicos, y los estímulos auditivos como de mayor intensidad que los visuales. La deducción natural de tal idea es de mucho alcance, y sería necesario testificar su validez por la utilización de estímulos complejos y pertenecientes a diferentes analizadores, variando todo lo posible en sus intensidades, combinando un estímulo auditivo débil con un estímulo visual muy fuerte, y así en lo siguiente.

El fenómeno en el que un estímulo es apagado por otro en un complejo estimulador simultáneo, cuando los dos estímulos perte-

necen a diferentes analizadores, presenta rasgos del mayor interés. El efecto de un estímulo complejo es siempre igual al del componente más fuerte y utilizados sus componentes aisladamente; el estímulo más débil se oscurece casi completamente por el más fuerte. Sin embargo, si el estímulo más fuerte se repite a largos intervalos y sin refuerzo, mientras que el estímulo complejo es reforzado constantemente, entonces el estímulo más fuerte se hace por sí mismo inefectivo y el estímulo complejo no muestra disminución en su efecto. Es evidente, sin embargo, que si bien el efecto del estímulo más débil, cuando se ensaya aisladamente resulta invisible, juega, no obstante, un importante papel en el complejo estimulador. (Experimentos del Dr. PADALLIN.)

Otro hecho de interés ha sido ya descrito en la cuarta lección (Experimentos del Dr. PELENZWEIG). Si el componente débil, que debe ser inefectivo cuando se aplica aisladamente, se repite a cortos intervalos sin refuerzos, esto es, se extingue hasta cero, entonces, ambos, el complejo y el componente fuerte sufren la extinción secundaria. En este experimento, sin embargo, el componente, que es normalmente por sí mismo aparentemente inefectivo, se transforma temporalmente por el proceso de la extinción experimental en un estímulo inhibidor fuerte. Lo siguiente fué observado en un único experimento realizado por nosotros, que, aunque único, era perfecto en todo lo que concernía a las condiciones experimentales.

Cuando dos estímulos pertenecientes a diferentes analizadores se convierten, en primer lugar, separadamente en estímulo condicionado, y solamente después se aplican simultáneamente en forma de un estímulo complejo, repetidamente reforzado, entonces no tiene lugar el oscurecimiento de uno de los componentes por el otro. De esto se debe deducir que, en el caso corriente, cuando dos estímulos hasta entonces neutrales, son utilizados en forma de estímulos complejos, el estímulo más fuerte impide al más débil formar la correspondiente conexión con el centro del reflejo absoluto. Sin embargo, si esta conexión ha sido ya establecida, ella no es alterada durante el establecimiento subsiguiente del reflejo al estímulo complejo. El mecanismo, según el cual, se realice el predominio de un componente de un complejo estimulador sobre otro, depende probablemente de una inhibición. Este asunto será examinado con más detalle en la lección siguiente.

Los casos mencionados anteriormente, demuestran que en las células de la corteza cerebral tiene lugar una interacción resultante de una fusión o síntesis de sus actividades fisiológicas a la excitación simultánea. En el caso de un estímulo simultáneo complejo, hecho de componentes de intensidad diferentes, pertenecientes al mismo analizador, esta síntesis no es tan evidente. Sin embargo, resulta claro que precisamente en estos casos no hay suma del efecto individual reflejo de cada uno de los componentes, pues el efecto del componente más fuerte, aplicado aisladamente, es igual al del estímulo complejo.

El fenómeno de síntesis de estímulos pertenecientes al mismo analizador es mucho más evidente en una modificación de las condiciones experimentales que fué utilizada por primera vez por el Dr. Zelionof, y de nuevo por los Dres. Manuilof y Krylof. Se vió que, si un reflejo condicionado a un estímulo complejo era establecido en la forma descrita anteriormente, era fácil mantener en su completa intensidad, y al mismo tiempo convertir sus componentes individuales, que daban un efecto positivo cuando eran ensayados aisladamente, en un estímulo inhibidor o negativo. Este resultado es obtenido por un refuerzo constante de los estímulos complejos, mientras que sus componentes, que en frecuentes ocasiones son aplicados aisladamente, permanecen sin refuerzo. El experimento puede ser hecho con igual éxito en dirección opuesta, convirtiendo el complejo estimulador en un estímulo inhibitorio o negativo, mientras que sus componentes aplicados separadamente, mantienen su efecto positivo. Nosotros dejaremos la discusión de este fenómeno para la lección 16; pasaremos a considerar el segundo tipo de complejos estimuladores, particularmente, el estímulo sucesivo complejo.

En este segundo tipo de estímulos, en los que los estímulos componentes son aplicados, no simultáneamente, sino de un modo sucesivo, la función sintetizante del sistema nervioso es todavía más clara. El estímulo complejo empleado puede ser de diferentes clases. En algunos casos el complejo fué hecho de repeticiones sucesivas de un mismo estímulo. Por ejemplo, un tono definido fué repetido tres veces durante un segundo, con un intervalo de dos segundos entre la primera y segunda aplicación, y un intervalo de un segundo entre la segunda y la tercera. Este ritmo fué repetido después de una pausa de cinco segundos, acompañándose ahora

de un estímulo absoluto. En otros experimentos, el complejo estimulador fué hecho de tres o cuatro estímulos diferentes, pertenecientes todos a un analizador.

Uno de los estímulos seguía al otro en un orden definido, siendo cada uno de igual duración y siendo iguales las pausas entre ellos. Se utilizó, por ejemplo, en un caso, los cuatro tonos C, B, E, F, de una octava; y en otro caso, los cuatro estímulos fueron: un ruido, dos diferentes tonos y el sonido de una campanilla. Finalmente, en otros experimentos se empleó un complejo estimulador compuesto de tres o cuatro estímulos pertenecientes a diferentes analizadores, cada estímulo siendo de igual duración, como asimismo las pausas entre ellos. Los reflejos condicionados fueron obtenidos a todos estos estímulos complejos diferentes, y después de una cierta práctica de los reflejos, todos los estímulos complejos individuales, cuando se ensayaron aisladamente, mostraron un efecto condicionado positivo que variaba en magnitud, según la calidad y la intensidad relativa del estímulo individual.

El avance ulterior fué la introducción de diferentes modificaciones de este estímulo complejo. En el primer caso, el orden de las dos pausas entre las repeticiones del tono fué alterado. La pausa larga se hizo entre la segunda y la tercera aplicación, en lugar de entre la primera y la segunda. En los casos siguientes, se modificó el orden en que fueron aplicados los estímulos, bien por inversión completa, o bien en el caso de un complejo de cuatro estímulos, alterando el orden de los dos medios. Estos complejos modificados fueron aplicados repetidamente sin refuerzo, pero cuando en el complejo el estímulo fué aplicado en su orden original, el complejo fué siempre reforzado, con el resultado de que últimamente los complejos originales se diferenciaron de sus modificaciones, y, finalmente, los últimos perdieron su efecto condicionado positivo y adquirieron un efecto inhibitorio. (Experimentos de los doctores Babkin, Stroganof, Grigorovich, Ivanof-Smolenski y Eurman.)

El siguiente es un ejemplo de permutaciones diferentes de cuatro tonos (1, 2, 3, 4), que fueron diferenciados sucesivamente por el perro en los experimentos del Dr. Babkin; la serie 1, 2, 3, 4, era el estímulo positivo, y la serie 4, 3, 2, 1, el primer estímulo a diferenciar; éste fué seguido por el desarrollo de una diferenciación absoluta de todas las series siguientes. La frecuencia de vibra-

ciones de los cuatro tonos empleados fueron 290, 325, 370 y 415, respectivamente:

1254	2154	5124	4125
1524	2514	5214	4215
1542	2541	5241	4251
1245	2145	5142	4152
1425	2415	5412	4512
1452	2451	5421	4521

En el experimento siguiente del Dr. Eurman, el estímulo condicionado alimenticio positivo fué la luz de una lámpara eléctrica (L), un estímulo táctil cutáneo (C) y un sonido de barboteo (S), aplicado en el orden siguiente: L-C-S. El complejo inhibitorio fué el orden inverso del anterior: S-C-L.

TIEMPO	Estímulo condicionado.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
11 h 38' .	L - C - S	10	Reforzado.
45' .	»	11	Idem.
57' .	S - C - L	0	No reforzado.
12 » 15' .	L - C - S	7	Reforzado.
22' .	S - C - L	0	No reforzado.
52' .	L - C - S	5	Reforzado.
45' .	»	7	Idem.

El siguiente es un experimento del Dr. Ivanof-Smolnsky. El estímulo alimenticio condicionado era un silbido agudo (H), un tono alto (hT), un tono bajo (lT) y el sonido de un zumbador (B), aplicados en el orden siguiente: H-hT-lT-B. El estímulo inhibitorio fué la misma serie de sonido, pero con los componentes medios invertidos: H-lT-hT-B.

TIEMPO	Estímulo condicionado	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
5 h 10'. .	H - hT - lT - B.	4	Reforzado.
17'. .	H - lT - hT - B.	0	No reforzado.
27'. .	H - hT - lT - B.	5	Reforzado.
32'. .	»	4	Idem.
58'. .	H - lT - hT - B.	0	No reforzado.
46'. .	H - hT - lT - B.	2	Reforzado.

La formación de estos reflejos inhibitorios requirió una gran cantidad de tiempo, si bien una diferenciación relativa pudo ser observada, a veces muy tempranamente. La diferenciación absoluta fué obtenida, en casos extremos, sólo después de más de cien repeticiones sin refuerzo. Para obtener una diferenciación completa, fué necesario, a veces, proceder por grados, comenzando con la diferenciación de un estímulo complejo comparativamente simple. Fué, especialmente, difícil obtener una diferenciación del complejo estimulador del sonido, tono bajo, tono alto y zumbador, del complejo, en el que los tonos eran invertidos. Todas las diferenciaciones y, especialmente, aquellas de formación excepcionalmente difícil, eran muy inestables. Por otra parte, ellas sufrieron considerablemente por las frecuentes reproducciones (véase lección XIV); además, cualquier interrupción en el trabajo causaba su apagamiento o desaparición. Después de conseguida la completa extinción, los componentes de los estímulos complejos, ensayados separadamente, perdieron su acción condicionada positiva.

Desde un punto de vista puramente fisiológico, el estudio de la diferenciación entre un estímulo complejo y la modificación del mismo, que consiste en que sus elementos sean aplicados en orden diferente, es del mayor interés. Los experimentos demuestran que un estímulo complejo, cuyas unidades componentes permanezcan en sí misma inalteradas, y, por consiguiente, afecten, probablemente, a las mismas células de la corteza cerebral, se comporta en sus diferentes modificaciones como un estímulo diferente que provoca en estas células, ya un proceso excitador o ya un proceso inhibidor. En realidad, los experimentos revelan la gran importancia de la actividad sintetizante de las células corticales, que han sufrido una excitación. Estas células deben formar, en las condiciones de un experimento determinado, una unidad excitadora muy complicada, que es funcionalmente idéntica, a las unidades excitadoras simples, que existan en el caso de un reflejo condicionado más elemental. Tales células corticales activas, deben influenciarse, necesariamente, mutuamente, como se ha demostrado claramente en el caso de estímulos simultáneos complejos.

La interacción mutua entre los elementos corticales, excitados o inhibidos, en el caso de estímulos sucesivos complejos, es más complicada; el efecto de una célula cortical activa sobre las que son excitadas después de ella, varía según la influencia que sobre

ella ejerció la que le precedió. Por consiguiente, el orden en que un grupo dado de estímulos toma parte en un complejo estimulador, y las pausas entre ellos, son los factores que determinan el resultado final de la excitación, y, por consiguiente, la forma probable de la reacción, y nosotros conocemos ya que, intensidades diferentes del mismo estímulo, pueden ser diferenciadas, seguramente, estando conexionada una definida intensidad con el proceso excitador, y otra con el de inhibición.

Resulta evidente, de la descripción dada en la presente lección, que nosotros debemos distinguir en los animales una forma elemental y una alta forma de análisis y de síntesis. La primera, o sea el tipo elemental de análisis, está basado principalmente sobre las propiedades y actividad de los receptores periféricos de los analizadores, mientras que la última está basada en las propiedades de las terminaciones centrales de los analizadores. Los reflejos condicionados proporcionan los medios de comprobación experimental de ambas funciones, tanto de la parte central de los analizadores, como de su parte periférica, siendo tales investigaciones las que han sido llevadas a cabo en nuestros laboratorios. Los ejemplos que se darán en el curso de estas lecciones, pondrán en claro el alcance de este campo de la experimentación animal.

El primer ejemplo que yo describí, consistía en obtener, experimentalmente, por medio de los reflejos condicionados, datos relativos a la teoría de la resonancia de Helmholtz. Nosotros pensamos que, por destrucción parcial del órgano de Corti, podríamos obtener la desaparición de los reflejos a ciertos tonos. El siguiente experimento fué realizado por el Dr. Andrep, quien todavía trabaja sobre este punto. Se emplearon tonos producidos por dos clases de aparatos: uno que daba tonos de 100 a 3.000, y otro de 3.000 a 26.000 vibraciones dobles por segundo. Se establecieron varios reflejos condicionados alimenticios, en el perro particularmente a estímulos táctiles, visuales y a distintos estímulos auditivos (sonido de un zumbador metrónomo, gritos y numerosos tonos puros). El caracol fué completamente destruído en uno de los lados. A los seis días después de la operación, existían todos los reflejos condicionados auditivos. El 10 de Marzo de 1923, se realizó una nueva operación sobre el caracol del otro lado, con el fin de excluir la parte encargada de percibir la escala más baja de tonos. La parte ósea del caracol fué abierta, y se destruyó con una aguja el punto

de unión de la parte media y su tercio superior, destruyéndose, asimismo, parte del caracol membranoso. A los diez días después de la operación, fueron completamente efectivos los estímulos auditivos, excepto los tonos de 600 vibraciones dobles por segundo y el tono más bajo. Sin embargo, en el curso de los tres meses siguientes, se restableció el efecto de tonos de 300 a 600 vibraciones dobles por segundo. De las numerosas experiencias realizadas desde este período de dos años después de la operación, el límite superior de los tonos desaparecidos fué fijado entre 309 y 627 vibraciones dobles por segundo. El límite inferior no pudo ser determinado, puesto que no teníamos en nuestro poder el obtener sonidos de menos de 100 vibraciones dobles por segundo.

Las dos tablas siguientes están tomadas del período final de investigación.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
6 h 08'. .	Golpes de metrónomo.	15	Reacción motriz alimenticia.
19'. .	Tono 390, vibraciones por segundo	8	
25'. .	Idem.	8	
	EXPERIMENTO DEL 19 DE MARZO DE 1924.		
5 h 35'. .	Metrónomo.	7	Reacción motora alimenticia.
39' .	Idem.	9	
45'. .	Tono de 315 v. d.	0	Ausencia de reacción motora.
6 » 17'. .	Metrónomo.	5	Reacción motora alimenticia.
24'. .	Tono de 315 v. d.	0	Ausencia de reacción motora.
32'.	Metrónomo.	8	Reacción motora alimenticia.

El examen histológico del caracol no se ha realizado todavía, pues el perro se sigue utilizando para otros experimentos. Es evidente, sin embargo, que los positivos resultados de nuestros experimentos reemplazan a los resultados negativos obtenidos por KALISCHER, referentes a esta cuestión.

Otro problema que embargó nuestra atención, fué el de si la

participación de ambos hemisferios era necesaria para la diferenciación de los sonidos según su dirección. Esta cuestión fué resuelta por los experimentos del Dr. Bikof.

En un perro, se cortó el cuerpo calloso, y, después que el animal se hubo restablecido de la operación, se comenzó a la formación de nuevos reflejos condicionados alimenticios. La formación de estos reflejos, no ofreció dificultades especiales, y se realizaron de la misma manera que en los animales normales. Uno de los reflejos fué establecido al sonido de un silbato de 1.500 vibraciones dobles por segundo. El silbato fué colocado en un estuche de cartas, y se aseguró a la pared horizontalmente, al lado de la oreja izquierda del perro y a una determinada distancia de la mesa de operaciones. El reflejo apareció a la octava repetición, y alcanzó intensidad permanente y máxima después de 70 repeticiones. Después se llevó el silbato al lado derecho del perro, y en esta posición no fué reforzado por el reflejo absoluto. Por repetido contraste del sonido del lado izquierdo y del lado derecho, se intentó una diferenciación de la dirección del sonido, la que no se logró ni aun después de 115 aplicaciones del estímulo no reforzado del lado derecho, considerando inútil insistir en estas repeticiones.

De aquí se dedujo que, para la diferenciación de la dirección del sonido, era preciso la cooperación de ambos hemisferios. El siguiente experimento es uno de los más recientes.

TIEMPO	Estímulo condicionado.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
3 h 40'. .	Silbato al lado izquierdo . . .	9	Reforzado.
4 » . . .	Idem	14	Idem.
4 » 20'. .	Silbato al lado derecho (112 aplicaciones).	14	No reforzado
4 » 35'. .	Silbato al lado izquierdo . . .	12	Idem.
4 » 46'. .	Idem.	13	Idem.

En este perro se pudieron obtener otras diferenciaciones con facilidad y rapidez; pero nunca la de localización del sonido. En los perros normales, la diferenciación de la dirección del sonido no presenta más dificultad que cualquier otra diferenciación, y, además, es susceptible de una gran precisión.

Los experimentos descritos en esta lección y en las preceden-

tes, no dejan duda, a mi juicio, de que todas las cuestiones que hasta ahora han sido consideradas como pertenecientes al dominio de la llamada fisiología de los órganos de los sentidos, pueden ser actualmente investigadas objetivamente por el método de los reflejos condicionados.

Las famosas *conclusiones inconscientes* de HELMHOLTZ de su *Óptica fisiológica*, ¿no son, en realidad, reflejos condicionados? Tomaremos como ejemplo el dibujo que imita el carácter visual de un relieve. En la experiencia los estímulos táctiles y visuales, procedentes de un relieve, constituyen el estímulo inicial fundamental. Los estímulos visuales procedentes de las áreas de luz y sombras forman los estímulos condicionados *señales*, que posteriormente alcanzan su significación vital por su combinación y refuerzo constante con los estímulos musculares y táctiles. En el curso de nuestras lecciones referiremos otros ejemplos, que pueden ser estudiados objetivamente en el perro y que corresponden por completo a fenómenos descritos en la fisiología de los órganos de los sentidos.

LECCIÓN 9.ª

Irradiación y concentración de los procesos nerviosos en la corteza cerebral. - a) La irradiación y concentración de la inhibición en un analizador aislado.

HASTA ahora nos hemos ocupado principalmente de lo que puede llamarse el aspecto externo de la actividad cortical. Nosotros hemos estudiado las leyes generales que rigen el establecimiento de las correlaciones complicadas y delicadas entre el organismo y el medio que le rodea. Se ha demostrado que, como respuesta a un número ilimitado de estímulos, se desarrolla en la corteza cerebral una actividad que sirve de señal a un número comparativamente pequeño de agentes que son de importancia vital para el organismo y que actúan sobre él, ya en un sentido favorable o ya en un sentido adverso. Es a través de los hemisferios por donde las reacciones correspondientes tienen lugar, ya favoreciendo la conexión de aquellos agentes con el organismo o ya dificultando la acción de los mismos. La significación condicionada del estímulo es corregida o cambiada constantemente por los hemisferios, así que cuando un estímulo dado no corresponde a las correlaciones existentes en una época determinada entre el organismo y el medio que le rodea, tal estímulo debe ser inefectivo temporal o permanentemente. Finalmente, hemos visto que, en armonía con la fluctuación perpetua y variable de los agentes naturales, los hemisferios están investidos de un papel condicionado, que, por una parte, individualiza los elementos del mundo exterior, y, por otra parte, reúne en complejos a estos elementos. (Papel analizador y sintetizador de los hemisferios cerebrales.)

La lección presente y la siguiente estarán dedicadas al estudio del aspecto interno de la actividad cortical, y consideraremos pri-

meramente la parte que en ello toman los procesos fundamentales nerviosos de excitación e inhibición.

El primer punto que reclama nuestra atención es el mecanismo de irradiación y concentración de estos dos procesos.

Como sucede frecuentemente en la investigación fisiológica, cuando debe ser examinado un extenso grupo de fenómenos, la investigación de uno de los miembros de este grupo puede ser más conveniente que otro. La investigación detallada del aspecto interno de la inhibición se presenta en este caso como más ventajosa. Al mismo tiempo, esta investigación proporciona un ejemplo notable de las numerosas ventajas presentadas por el analizador cutáneo con su extensa y fácilmente accesible superficie receptora.

El experimento que revela este capítulo, nuevo e importante de la fisiología de los hemisferios cerebrales, fué llevado a cabo por el Dr. Krasnogorsky, a quien se debe el éxito de las conclusiones.

A lo largo de la pata trasera de un perro se dispusieron cinco pequeños instrumentos destinados a la excitación mecánica de la piel. A partir del primero, que estaba colocado en la misma planta de la pata, las distancias hacia arriba de los diferentes instrumentos eran de 3, 9, 15 y 22 cm. El instrumento de la planta servía como estímulo inhibitorio, y todos los demás cumplían un efecto positivo condicionado. Este efecto fué obtenido por el método usual de la diferenciación experimental. Primeramente, se estableció un estímulo condicionado alimenticio positivo a uno de los cuatro instrumentos superiores, y, teniendo en cuenta la generalización inicial del reflejo, los otros estímulos procedentes de los otros tres instrumentos superiores adquirieron espontáneamente las propiedades de estímulos más o menos efectivos. El efecto condicionado positivo de los estímulos de los cuatro instrumentos superiores fué reforzado con comida, mientras que por el método del contraste el estímulo del instrumento colocado sobre la pata, que siempre se había hecho actuar sin refuerzo, perdió sus propiedades condicionadas positivas y adquirió propiedades inhibitorias. En los experimentos relatados más abajo, el estímulo condicionado fué aplicado en todos los casos durante treinta segundos. El lugar de la piel que fué estimulado se representaba por los números 0, 1, 2, 3, 4; el número 0 representaba el lugar de la inhibición, y los números 1, 2, 3, 4, representaban los estímulos positivos (en dirección de abajo arriba). Al lado de estas cifras, y entre paréntesis, se indica en centímetros

su distancia, referida siempre al sitio más inferior. Desde luego, la excitación positiva se refuerza con comida, pero no la inhibición.

Intervalos en minutos entre las excitaciones separadas.	Lugar del excitador condicionado.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.
	Núm. 4 (22 cm.)	5
10	» 3 (15 »)	5
10	» 1 (3 »)	5
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 1 (3 cm.)	0
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 2 (9 cm.)	3
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 3 (15 cm.)	6
10	» 0	Huellas.
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 4 (22 cm.)	7
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 1 (3 cm.)	Huellas.
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 2 (9 cm.)	5
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 0	0
1	» 4 (22 cm.)	5

El examen de la tabla anterior demuestra que el estímulo de cada uno de los tres lugares 4, 3 y 1, produce al comienzo idénticos efectos positivos condicionados, medidos por cinco gotas de secreción salival durante treinta segundos. Los cuatro lugares 1, 2, 3 y 4, se han examinado ahora separadamente y en un intervalo exacto de un minuto después de la última de las tres aplicaciones sucesi-

vas del estímulo inhibitorio. El estímulo del lugar 1, muy cerca del lugar de la inhibición, fué en la primera prueba absolutamente inefectivo, y en la segunda prueba dió lugar a un efecto apenas perceptible (menos de una gota). El estímulo del lugar 2, lo más cerca del lugar inhibidor, dió solamente la mitad de sus efectos condicionados positivos; pero los estímulos de los lugares siguientes, 3 y 4, mostraron sus efectos completos o quizá un efecto positivo algo aumentado. La significación de este experimento es clara. Los diferentes lugares de la piel pueden ser considerados como la proyección de las correspondientes áreas de la corteza cerebral. Es razonable suponer que el proceso inhibidor iniciado en un punto determinado de la corteza cerebral por el estímulo táctil de un lugar inhibidor irradia a la región vecina, y su efecto va disminuyendo a medida que aumenta la distancia desde el punto inhibidor, hasta que por último llega a anularse.

Se puede producir una intensidad diferente del proceso inhibidor, ya variando el número de aplicaciones sucesivas del estímulo inhibidor, al que se ha de sumar el efecto ulterior, o variando el intervalo entre el último estímulo inhibidor y la aplicación del estímulo positivo. En cada caso se obtienen diferentes reflejos salivales, pero su significación general permanece la misma. Esto se demuestra en el experimento siguiente:

Intervalo en minutos entre los excitadores separados.	Lugar del excitador condicionado.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.
	Núm. 1 (3 cm.)	7
10	» 4 (22 »)	6
10	» 2 (9 »)	6
16	» 0.	1
1/4	» 0.	0
1/4	» 0.	1
1/4	» 0.	0
1/4	» 4.	3

El efecto inhibidor posterior fué comprobado en este experimento después de un corto tiempo (un cuarto de minuto) y después de cuatro aplicaciones del estímulo inhibidor en lugar de tres; bajo estas condiciones se comprobó una influencia inhibidora considerable, incluso sobre el lugar positivo 4, que en el experimento ante-

rior fué investigado un minuto después de tres aplicaciones sucesivas del estímulo inhibidor y que dió un reflejo completo.

Si los varios estímulos positivos son aplicados, en el mismo experimento, a diferentes tiempos después del último estímulo inhibidor, se verá que el proceso inhibidor, que primitivamente se había extendido bastante lejos, deja libres, primero, los puntos más alejados, y luego, paulatinamente, los más próximos al punto de partida.

Intervalo en minutos entre los excitadores separados.	Lugar del excitador condicionado.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.
	Núm. 1 (3 cm.)	7
10	» 0	0
1	» 1	0
1/4	» 22 (22 cm.)	4
10	» 0	0
1	» 0	0
1/2	» 4 (22 cm.)	5
10	» 0	0
1	» 0	0
1	» 1 (5 cm.)	2
10	» 0	0
1	» 0	0
5	» 1 (5 cm.)	5
10	» 0	0
1	» 0	0
10	» 1 (5 cm.)	8

Se ve que el lugar más lejano (4) se vió libre de la inhibición después de medio minuto; el lugar 2, después de cinco minutos, y el lugar 1, después de diez minutos.

Cuanto más frecuentemente se practica la diferenciación en el curso de días o semanas, tanto más rápidamente se libran los lugares más lejanos del efecto inhibidor posterior, hecho que se ve a veces en el curso de un sencillo experimento después que un estímulo positivo y negativo se ha repetido diferentes veces.

Es digno de hacer notar que estos experimentos se han realizado muchas veces con exito ante numerosa concurrencia sin serios tropiezos, y aun fueron ejecutados con pleno éxito en una sección muy concurrida de la Sociedad Médica de Petrogrado.

Un hecho capital queda por explicar, y es la naturaleza del

proceso, por el cual tiene lugar la anulación del efecto inhibidor en los puntos hasta donde se habían irradiado. ¿Representa esto una destrucción o una disminución de la inhibición en estos lugares? ¿O es una especie de retorno o centralización de la inhibición a su punto de partida debido a algún proceso antagónico? Tomado en consideración el hecho de que el reforzamiento de la diferenciación por repetidos contrastes se acompaña de una disminución correspondiente de la duración y extensión de la irradiación del efecto posterior e inhibidor, nos vemos inclinados, naturalmente, a aceptar la segunda hipótesis, particularmente cuando tratamos con la inversa de la irradiación; esto es, la «concentración» de la inhibición hacia su punto inicial de origen en la corteza cerebral. Más tarde aportaremos un importante número de hechos en apoyo de esta conclusión. Mientras tanto, haremos notar que en los experimentos del Dr. Krasnogorsky la disminución de la inhibición tuvo lugar en varios minutos. La difusión de la inhibición se hizo tan rápidamente en estos experimentos, que el Dr. Krasnogorsky no llegó a percibirla.

Las observaciones preliminares sobre los procesos antagónicos de irradiación y concentración nos parecen de tan fundamental importancia, que piden una completa investigación modificando y controlando los experimentos en todas las maneras posibles. Nuestra atención, sin embargo, fué dirigida a la forma de inhibición interna que ha sido discutida bajo el nombre de extinción experimental, y estos experimentos fueron también realizados utilizando el estímulo cutáneo táctil (experimentos del Dr. Kodan). En primer lugar, se estableció un reflejo al ácido por un estímulo táctil en un lugar indiferente de la piel. En seguida se hizo disminuir en su estado inicial, igualándole en intensidad por estímulo de otro lugar de la piel en toda la extensión de la superficie de un lado del cuerpo antes de proceder a realizar el experimento. Un lugar determinado de la piel fué elegido para aplicar el estímulo durante un minuto sin refuerzos, y se repitió esto cada dos minutos, hasta que se obtuvo el primer cero. A diferentes intervalos de tiempo, siguiendo al primer cero de extinción en un lugar determinado de la piel, se probaron estímulos táctiles en otros varios lugares de la piel, y el efecto secretorio resultante se comparó con el efecto usual. Se encontró que estos lugares sufrían una inhibición temporal de mayor o menor extensión. Los lugares sometidos a la extinción experimental se llaman *luga-*

res de extinción primaria, y los lugares que sufren ese post-efecto inhibitorio, *lugares de extinción secundaria*. Resulta evidente que el efecto inhibitorio de extinción no queda reducido al punto de la corteza cerebral que fué puesto en actividad por el estímulo externo específico, sino que irradia más allá de ese área. Nosotros vemos aquí un fenómeno similar, que ya hemos discutido en relación con la inhibición diferencial.

FECHA	Lugar al que fué aplicado el estímulo.	Intervalo en minutos entre el 0 de la extinción y la excitación del nuevo sitio.	Secreción de saliva en gotas al 1.°, 2.° y 3.° minutos.	Tanto por ciento del frenaje.
		PERRO NÚM. 1.		
1915-XI-10	Sobre el homoplato izquierdo		9-2-1 2-0-1 5-1-0 1-0-0 0	
	Sobre el lado izquierdo del pecho	1′	1	84
1915-XI-11	Sobre el homoplato izquierdo		9-1-0 5-0-1 2-0-0 1-0-0 0	
	Sobre el antebrazo izquierdo	1′	8	12
		PERRO NÚM. 2.		
1915-XI-17	Sobre el lado izquierdo del cuello		10-2-0 5-0-0 2-0-0 1-0-0 0	
	Sobre el homoplato izquierdo	5′	0	100
1915-XI-18	Sobre el lado izquierdo del cuello		9-3-1 4-1-0 1-0-0 0	
	Sobre el antebrazo izquierdo	5′	5	45

FECHA	Lugar al que fué aplicado el estímulo.	Intervalo en minutos entre el 0 de la extinción y la excitación del nuevo sitio.	Secreción de saliva en gotas al 1.°, 2.° y 3.° minutos.	Tanto por ciento del fresaje.
		Perro núm. 1.		
1915-XI-18	Sobre la paletilla izquierda		9-2-0 5-0-1 1-0-0 0	
	Sobre el lado izquierdo del vientre	60″	8	12
1915-XI-21	Sobre la paletilla izquierda		9-2-1 5-0-1 5-0-0 1-0-0 0	
	Sobre el lado izquierdo del vientre	30″	4	56
1915-XI-20	Sobre la paletilla izquierda		10-2-1 4-0-1 3-0-1 0	
1915-XI-20	Sobre la parte izquierda del vientre	15′	2	80
		Perro núm. 2.		
1915-XI-28	Sobre el antebrazo izquierdo		10-4-1 4-1-0 1-0-0 0	
	Sobre el homoplato izquierdo	15′	9	10
1915-XI-29	Sobre el antebrazo izquierdo		9-2-0 2-0-0 1-1-0 0	
	Sobre el homoplato izquierdo	7′	4	56
1915-XI-30	Sobre el antebrazo izquierdo		8-1-0 2-0-0 2-0-0 0	
	Sobre el homoplato izquierdo	2′	0	100

Fué esencial en estos experimentos variar el lugar sujeto a la extinción primaria. De otra manera, en lugar de la inhibición de extinción, de la que el reflejo primeramente extinguido se vió libre en pocos minutos, o a lo más en un par de horas, se había desenvuelto una diferenciación con una forma de inhibición interna muy estable y duradera.

Un ejemplo de un tal experimento es el que reseñamos en la página 161.

Resulta claro que la inhibición en el lugar secundariamente extinguido es tanto menor cuanto más se separe del sitio en que la extinción tuvo lugar primariamente.

Si el estímulo es aplicado en un lugar determinado a diferentes intervalos de tiempo, después que el reflejo se ha extinguido hasta llegar a cero en otro lugar, vemos que a medida que es mayor el intervalo, más débil es la inhibición en el lugar que ha sufrido la extinción secundaria. Esto queda demostrado por el experimento consignado en el cuadro de la página anterior.

Es obvio que en este experimento nos encontramos de nuevo con la concentración de la inhibición, pues la inhibición era apartada gradualmente de la periferia de su irradiación y concentrada a su punto inicial. Además, resulta evidente que la rapidez con que la inhibición abandona los puntos que han sufrido la inhibición secundaria varía considerablemente según las condiciones individuales de los perros; así que, por ejemplo, un proceso que tiene lugar en un minuto en el perro número 1, requiere quince minutos en el perro número 2. Desde luego, esto es un hecho de importancia capital, pues se puede caracterizar numéricamente el lado más íntimo de la más alta actividad nerviosa. Que estas diferencias individuales encontradas en estos diferentes animales no eran una cosa accidental, lo demuestra el hecho de que ha permanecido constante, al cabo de varios meses de trabajar con dichos animales.

En los experimentos del Dr. Kogan fué posible observar también el progreso de la extensión del post-efecto inhibitorio. Daré a continuación los experimentos, en los que el grado de inhibición secundaria correspondiente a los diferentes lugares de la piel fué determinado inmediatamente después que la extinción primaria completa fué obtenida.

FECHA	Lugar al que fué aplicado el estímulo.	Intervalo en minutos entre el 0 de la extinción y la excitación del nuevo sitio.	Secreción de saliva en gotas, el 1.°, 2.° y 5.° minutos.	Tanto por ciento del frenaje.
	PERRO NÚM. 2.			
1914-I-25. .	Sobre la parte derecha del pecho		12-1-1/2	
	Idem		2-0-0	
	Idem		0	
	Sobre el metatarso derecho.		11 1/2	4
1914-I-25. .	Sobre el lado derecho del pecho		11 1/2-1 1/2-1/2	
	Idem		0	
	Sobre un sitio en línea con el anterior. . .		0	100
1914-I-26. .	Sobre el lado derecho del pecho		12-1 1/2-1/2	
	Idem		0	
	Sobre un sitio a la distancia del incentivo.		0	100
1914-I-26. .	Sobre el lado derecho del pecho		14 2-2 1/2	
	Idem		6-2-1/2	
	Idem		0	
	Sobre el metatarso derecho		15	7
1914-II-4 .	Sobre el lado izquierdo del pecho . .		12-2-0	
	Idem		0	
	En la muñeca izquierda		1 1/2	4
1914-II-5 . .	Sobre el lado izquierdo del pecho . . .		9 1/2-1-0	
	Idem		0	
	Sobre el homoplato izquierdo.		3 1/2	64

La comparación de estos resultados con los del experimento precedente sobre el mismo perro, demuestran claramente que, inmediatamente después del desarrollo completo de la inhibición del lugar en que ésta se extinguió primeramente, la inhibición secundaria completa es obtenida sólo en los lugares próximos, mientras

que el post-efecto inhibitorio está ausente o se distingue muy difícilmente en los lugares más apartados.

Es de notar que en los tres perros empleados en estos experimentos, el efecto del estímulo sobre lugares alejados, realizado este estímulo inmediatamente después que la inhibición primaria se ha obtenido, varía considerablemente. En el perro número 1, el reflejo al estímulo de los lugares alejados, no sólo no sufrió inhibicion, sino que produjo un considerable efecto positivo, mientras que el perro número 3, en las mismas condiciones, mostró una considerable inhibición secundaria. Este hecho, que se observó frecuentemente en los experimentos del Dr. KRASNOGORSKY y KOGAN, y que será objeto de una discusión más detallada en la lección 11, queda demostrado en los siguientes experimentos:

FECHA	Lugar en que el estímulo condicionado fué aplicado	Secreción de saliva en gotas después del 1.°, 2.° y 3.° minutos.	Cambio en la intensidad del reflejo.
	PERRO NÚM 1.		
1914-I-28. .	Sobre el lado derecho del pecho .	8 1/2-1 1/2-1/2	
	Idem	0	
	A la distancia de tres centímetros	3/4	92 %
1914-II-6 . .	Sobre la pata derecha	9-1/2-1	
	Idem	3 1/2-1-0	
	Idem	0	
	Sobre la paletilla derecha	14 1/2	60 %
	PERRO NÚM 3.		
1914-II-5 . .	Sobre la muñeca izquierda	10 1/2-2-1/2	
	Idem	0	
	Sobre el antebrazo izquierdo . . .	6	45 %
1914-II-11. .	Sobre la pata derecha	10 1/2-2	
	Idem	0	
	Sobre el antebrazo izquierdo . . .	0	100 %

Además de lo anterior, el Dr. KOGAN hizo un considerable número de observaciones, que demuestran, en detalle, la extensión de tiempo ocupado en estos tres perros por las fases de irradiación y concentración de la inhibición en el analizador cutáneo táctil. Estas observaciones demuestran que, en el caso del perro número 1, la fase de irradiación de la inhibición, es aproximadamente de vein-

te segundos, mientras que la concentración de la inhibición ocupó, aproximadamente, setenta y cinco segundos. En el perro número 2, la irradiación fué completa después de tres minutos, mientras que el proceso inhibitorio total en ambas fases ocupaba quince minutos. En el perro número 3, las fases fueron de cuatro a cinco minutos para la irradiación, y veinte minutos para las dos fases tomadas en conjunto. Se ve, sin embargo, que, si bien la duración del postefecto inhibidor difiere considerablemente en los tres perros, la relación de tiempo entre la fase de irradiación y concentración de la inhibición, permanecen casi constante, pues la fase de concentración es de cuatro a cinco veces más larga que la fase de irradiación. Se debe admitir, sin embargo, que los datos relativos a los experimentos de extinción, no pueden ser considerados como absolutamente irreprochables, teniendo en cuenta que la magnitud ordinaria del reflejo condicionado varía, a veces, considerablemente en los diferentes experimentos y, en algunos casos, las causas de estos variaciones no pueden ser determinadas de un modo definido.

Una investigación experimental sobre la irradiación de la inhibición condicionada, fué realizada por el Dr. Anrep, quien utilizó también el analizador cutáneo. Se estableció primeramente un reflejo cutáneo táctil generalizado, y su extensión fué igualada, de tal forma, que el estímulo de cualquier sitio daba lugar a la misma intensidad de reflejo. El estímulo táctil de un lugar definido fué combinado repetidamente con el estímulo de otro analizador, (el sonido de una campanilla), y en esta combinación, el estímulo permaneció sin refuerzo por el reflejo absoluto. El resultado fué que el estímulo se hizo negativo o inhibidor, cuando era aplicado en combinación, si bien retenía su efecto positivo cuando era aplicado sólo. Los lugares de la piel que fueron estimulados, son indicados por números: 0, entre el cuello y el tórax, en combinación con la campanilla, representaba el área sujeta a la inhibición condicionada. Sobre el lado izquierdo fueron utilizados los siguientes lugares, para el reflejo condicionado táctil positivo: 1, sobre el miembro anterior; 2, sobre la pata anterior; 3, sobre la parte media del tronco; 4, sobre la pelvis; 5, sobre el muslo, y 6, sobre la pata posterior. Los experimentos fueron conducidos de la siguiente manera: En un experimento dado, un lugar positivo fué probado primeramente, con el fin de determinar la magnitud normal de la respuesta

refleja condicionada. Ahora se aplicó la combinación inhibitoria, y, después, el lugar positivo fué probado de nuevo a diferentes intervalos de tiempo. Este modo de proceder fué realizado por separado para todos los lugares positivos que quedaban. Los estímulos condicionados, positivos y negativos, se hicieron actuar, en cada caso, durante treinta segundos. El siguiente cuadro resume la serie de experimentos sobre este animal.

Número del lugar estimulado.	Tanto por ciento de inhibición observada a diferentes intervalos de tiempo.						
	0″	15″	30″	45″	60″	120″	180″
Núm. 2.	30		54		29	19	10
» 1.	45		66		39	22	13
» 0.	91		75		50	37	17
» 3.	52	58	69	57	45	34	13
» 4.	37		65		39	22	13
» 5.	27		57		25	17	11
» 6.	19	26	31	22	20	10	7

La primera columna vertical da el número del lugar estimulado; las sucesivas columnas verticales indican la magnitud del post-efecto inhibidor correspondiente a estos lugares. La columna horizontal superior indica la extensión de los intervalos desde el final del estímulo inhibidor hasta el comienzo de la excitación de uno de los lugares indicados.

Así se ve que en el caso de la inhibición condicionada, el proceso inhibidor iniciado en un punto determinado se extiende sobre todo el analizador, disminuyendo en intensidad con la distancia al lugar primitivamente inhibido y obteniendo su máxima intensidad para todo el analizador sólo hacia el final de un período de treinta segundos; después de esto, el proceso inhibidor sufre una disminución gradual que simultáneamente se extiende a la totalidad del analizador. La sola excepción que puede ser hecha a esta ley general es que en el lugar que es sometido a la inhibición primaria, la intensidad del post-efecto inhibidor no crece gradualmente, sino que es máxima desde el comienzo.

En el curso de estos experimentos es de la mayor importancia el tomar todo género de precauciones para evitar todos los estímulos extraños, puesto que ellos pueden ejercer una influencia pertur-

badora, causando a veces la inhibición de los reflejos positivos y anulando otras veces su inhibición.

Las tres series de experimentos sobre la inhibición diferencial, extinción experimental e inhibición condicionada demuestran claramente que la inhibición se extiende primeramente desde su punto de iniciación a la totalidad del analizador y después retrocede gradualmente. Los detalles de estos procesos, sin embargo, difieren considerablemente según el tipo de inhibición interna. En los experimentos del Dr. KRASNOGORSKY sobre la inhibición diferencial, la irradiación de la inhibición tiene lugar instantáneamente y el post-efecto inhibitorio alcanza su máximo después de un intervalo cero; es solamente la concentración de la inhibición, en este caso, la que precede a un intervalo de tiempo mensurable. En los experimentos del Dr. KOGAN sobre la inhibición de la extinción, la irradiación de la inhibición fué progresiva y los lugares más próximos sufrieron el máximo de inhibición secundaria mucho más pronto que los lugares más alejados. La fase de concentración en la inhibición extintora fué, sin embargo, cuatro o cinco veces más larga en duración que la fase de irradiación. Es posible que estas diferencias en el plazo de la irradiación de estas dos formas de inhibición dependan de la intensidad de la inhibición desarrollada. El Dr. KRASNOGORSKY repite de ordinario el excitador inhibidor primario varias veces, sin tener en cuenta el hecho de que él produce su entero efecto de una vez, mientras que el Dr. KOGAN se limita al primer cero de extinción. Las diferencias en el caso de la inhibición condicionada son mucho más complicadas e importantes. El Dr. ANREP demostró que la inhibición condicionada de un modo parecido a la inhibición diferencial en los experimentos del Dr. KRASNOGORSKY irradian simultáneamente, si bien variando de grado sobre el analizador complejo; después de esto, en contraposición a los resultados del Dr. KRASNOGORSKY, la inhibición aumenta gradualmente hasta un cierto máximo durante un período determinado y en todos los lugares simultáneamente. La disminución gradual en intensidad de la inhibición tiene lugar también simultáneamente, sobre todo el analizador. Esta inhibición condicionada difiere de la inhibición diferencial y de la extinción experimental, en que el analizador por entero manifiesta simultáneamente, aun cuando en grados diferentes, un post-efecto inhibidor, no observándose una progresión o regresión actual del post-efecto inhibidor máximo.

El experimento del Dr. ANREP abraza en detalle el siguiente fenómeno, ya explicado en parte por otros investigadores anteriores. Él observó que los reflejos condicionados positivos y negativos, establecidos a un estímulo táctil de diferentes lugares de un lado del cuerpo, son reproducidos espontáneamente y con toda seguridad al estímulo táctil de los lugares correspondientes del otro lado. La irradiación y concentración del post-efecto inhibidor, iniciado sobre un lado, envuelve igual y correlativamente al otro lado. Estos hechos interesantes serán discutidos ulteriormente en estas lecciones.

Una serie de experimentos análogos sobre la irradiación de la inhibición sobre el analizador cutáneo fueron realizados con el analizador acústico, y éstos confirman también la hipótesis de que la terminación periférica del analizador puede ser considerada como proyectada geométricamente sobre la corteza de los hemisferios cerebrales. En estos experimentos, tonos musicales diferentes, el sonido del metrónomo y el sonido de un silbato se utilizaron como estímulos condicionados (experimentos de los doctores MAMUILOF e IVAMOF-SMOLENSKY). El reflejo a uno de estos estímulos condicionados fué sujeto a extinción experimental primaria y se observó el efecto sobre los reflejos de los estímulos que quedaban. El siguiente cuadro da cuenta de los experimentos del Dr. IVANOF-SMOLENSKY a este respecto.

Se establecieron reflejos alimenticios condicionados separados e igualados a cuatro tonos diferentes, producidos por el variador de tonos de MAX-KOHL. Estos tonos fueron elegidos en dos pares, separados por un intervalo de tres octavas, aproximadamente; los tonos más bajos tenían una frecuencia de vibraciones de 123 y 132, respectivamente, y los tonos superiores, de 1.036 y 1.161, respectivamente. Reflejos semejantes fueron establecidos al sonido de un silbato y al sonido de un metrónomo, sonando a razón de un ciento por minuto. En el curso de los experimentos, uno de los reflejos condicionados fué extinguido a cero, y después todos los reflejos que quedaban fueron probados en diferentes experimentos, ya inmediatamente o ya a intervalos de uno, tres, cinco, siete, diez, doce o quince minutos. Se observó que todos los reflejos sufrieron la inhibición secundaria, si bien variando de grado. Una parte de los resultados de estos experimentos se reúne en la tabla siguiente:

Reflejo primitivamente extinguido.	Reflejo secundariamente extinguido.	Intervalo después del comienzo de la inhibición condicionada.							
		0	1	3	5	7	10	13	16
		Tanto por ciento de inhibición.							
Reflejo condicionado a 125 vibraciones.	Reflejo condicionado a 152 vibraciones. .	71	95	100	100	—	100	—	65
	Reflejo condicionado a 1.161 vibraciones .	57	60	86	94	—	53	—	45
	Reflejo condicionado al servicio del silbato	10	—	50	75	47	—	8	—
Reflejo condicionado a 1.161 vibraciones . . .	Reflejo condicionado a 1.056 vibraciones .	75	100	95	100	—	91	—	80
	Reflejo condicionado a 125 vibraciones. .	67	80	100	90	—	80	—	46
Reflejo condicionado a 125 vibraciones.	Reflejo condicionado al metrónomo . . .	5	—	45	65	42	—	0	—
Reflejo condicionado al metrónomo	Reflejo condicionado al metrónomo . . .	5	—	95	67	42	—	4	—
	Reflejo condicionado a 125 vibraciones .	73	—	100	100	76	—	65	—

La tabla demuestra que con que la extinción de uno de los tonos pertenecientes al par más bajo, el reflejo al otro tono del mismo par reacciona al máximo de inhibición algo más rápidamente; permanece en este máximo largo tiempo y se libera de la inhibición más lentamente que el reflejo a cualquiera de los tonos más altos. Con la extinción de uno de los tonos altos, el reflejo al otro tono alto alcanza el máximo de inhibición más rápidamente, permanece largo tiempo a este nivel y se libera del post-efecto inhibidor más lentamente que los reflejos de cualquiera de los tonos más bajos. Con la extinción de cada uno de los tonos, la inhibición secundaria de los reflejos al silbato y al metrónomo es en todos respectos menor que la de los reflejos a los tonos. Por otra parte, después de la extinción del reflejo al silbato o al metrónomo, se obtiene una inhibición secundaria intensa de todos los reflejos a los tonos.

Es indudable que sólo los experimentos de extinción de tonos pueden probar una proyección definida geométrica del reflector periférico acústico sobre la parte cortical del analizador.

El hecho de que la extinción de los reflejos al metrónomo y al silbato produce intensa inhibición de los reflejos a los tonos, mientras que la extinción de los reflejos a los tonos produce solamente una inhibición comparativamente más débil de los reflejos al metrónomo y silbato, puede ser debido quizá a la mayor intensidad y al carácter más completo de estos últimos estímulos.

Es altamente probable que la irradiación y concentración de la inhibición que ocurre en los analizadores cutáneos y acústicos tengan lugar también en el caso de otros analizadores. Sin embargo, la determinación experimental de las relaciones en estos casos es actualmente extremadamente difícil o aun imposible, debido simplemente a dificultades de técnicas. Si en lo futuro estas dificultades se logran vencer y, por tanto, pueden ser determinadas las leyes que gobiernan la extensión de la inhibición en todos los analizadores tendríamos a nuestra disposición un método experimental de estudio de la estructura interna de los diferentes analizadores.

LECCIÓN 10.

Irradiación y concentración de los procesos nerviosos en la corteza de los hemisferios cerebrales. b) Irradiación y concentración del proceso de inhibición sobre toda la corteza cerebral. - c) Irradiación y concentración del proceso de excitación.

En la última lección vimos cómo la inhibición interna, iniciada en un punto definido de la parte cortical de un analizador, se irradia rápidamente a todo el analizador, y después se concentran, lentamente, a su punto inicial de partida. Además, se vió que el progreso de la irradiación de la inhibición interna, puede ser seguido paso a paso en el analizador.

En la presente lección describiremos el progreso de la inhibición desde un analizador a otro y sobre la totalidad de la corteza cerebral. Experimentos relacionados con este proceso, han sido realizados para todas las formas de inhibición interna conocidas hasta el momento presente.

Ya se dijo en la descripción de la inhibición diferencial que, cuando la inhibición es iniciada en un analizador, ella se revela también en otros analizadores en forma de un post-efecto inhibitorio. En una serie de experimentos del Dr. Belliakof, se encontró que la inhibición diferencial de intensidad pequeña, no envuelve en sus efectos posteriores a ningún otro analizador, sino a aquel en que la inhibición se desenvolvió primariamente; pero que cuando la intensidad de la inhibición es grande, el post-efecto inhibidor alcanza a otros analizadores también. Sin embargo, la inhibición secundaria de otros analizadores, es, en cada caso, mucho menor que la del analizador en el que la diferenciación se desarrolló primariamente. Describiremos un cierto número de experimentos, para ilustrar estas relaciones.

Se estableció un reflejo alimenticio condicionado a un tono de 4.000 vibraciones, producidas por un silbato de GALTON, del que había que diferenciar otro silbido de un semitono más bajo. También se estableció un segundo reflejo condicionado positivo a un objeto giratorio, pero no sonoro. El reflejo al estímulo auditivo dió un término medio de secreción de 11 a 12 gotas durante treinta segundos, y el reflejo al estímulo visual, un término medio de 7 a 8 gotas. He aquí el resultado de los experimentos:

TIEMPO	Excitador aplicado en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.
	EXPERIMENTO DEL 8 DE NOVIEMBRE DE 1910.	
2 h 05'	Tono de 4.000 vibraciones.	12
35'	Semitono más bajo	0
38'	Idem.	0
39'	Tono de 4.000 vibraciones.	5
50'	Idem.	11
3 » 05'	Semitono más bajo	0
08'	Idem.	0
3 » 09'	Objeto que gira.	7
25'	Idem.	7
	EXPERIMENTO DEL 11 DE JUNIO DE 1910.	
1 h 55'	Tono de 4.000 vibraciones.	12
45'	Idem.	11
2 » 00'	Semitono más bajo.	0
02'	Idem.	0
04'	Idem.	0
06'	Idem.	0
07'	Objeto que gira.	5
25'	Idem.	7
	EXPERIMENTO DEL 14 DE JUNIO DE 1910.	
1 h 45'	Tono de 4.000 vibraciones.	11
2 » 00'	Semitono más bajo.	0
02'	Idem.	0
04'	Idem.	0
06'	Idem.	0
07'	Tono de 4.000 vibraciones.	1
30'	Idem.	11

La significación de estos experimentos es clara. Después que el semitono inhibitorio ha sido repetido dos veces, con un intervalo de tres minutos entre las repeticiones sucesivas, el tono positivo, comprobado minuto y medio después, no tiene más que el 50 por 100 de sus efectos, mientras que el estímulo visual no demostró ninguna disminución en su efecto (experimento del 8 de Junio). Después de una gran suma de post-efecto inhibidor, por repeticiones sucesivas del semitono, con intervalos de dos minutos entre ellas, el reflejo al estímulo visual, comprobado un minuto más tarde (experimento del 11 de Junio) demostró una disminución del 60 por 100, mientras que la inhibición del reflejo al estímulo auditivo (comprobada en el experimento del 14 de Junio), fué casi completa.

TIEMPO	Excitador aplicado en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 15 de Diciembre de 1911.		
1 h 55′	Luz	9	
5 8′	Idem	4 1/2	
2 h 01′	Idem	Huellas.	No reforzado.
04′	Idem	0	
07′	Idem	0	
31′	Idem	Huellas.	
	Experimento del 26 de Enero de 1912.		
2 h 17′	Tono	10	Reforzado.
32′	Luz	8	
35′	Idem	3 1/2	
43′	Idem	4	No reforzado.
46′	Idem	1	
49′	Idem	0	
52′	Idem	0	
52 1/2′	Tono	4	Reforzado.
	Experimento del 27 de Octubre de 1911.		
1 h 25′	Tono	12	Reforzado.
37′	Luz	11	
40′	Idem	10	
43′	Idem	1/2	No reforzado.
46′	Idem	0	
49′	Idem	0	
52′	Idem	12	Reforzado.

Resultados semejantes fueron obtenidos con la inhibición de extinción, como lo demostró una serie de experimentos del doctor Gorn. En estos experimentos, con ciertas modificaciones en la técnica, la irradiación del proceso inhibidor se demostró más claramente, especialmente en lo que se refiere a la prematura anulación de su post-efecto, que se irradia secundariamente a otros analizadores. Los anteriores son algunos de estos experimentos. Se estableció un reflejo alimenticio condicionado a un tono en *si* del diapasón acústico, y otro, encendiendo ante la vista del perro tres lámparas eléctricas de 16 bujías.

El reflejo condicionado a la luz fué sometido en estos experimentos a la extinción, y el post-efecto inhibidor fué comprobado al reflejo del estímulo auditivo. El reflejo al estímulo visual, después de la extinción hasta dos ceros consecutivos, demostró que los primeros signos de recuperación espontánea sólo tenían lugar después de un intervalo de veintitrés minutos y medio. El reflejo al estímulo auditivo, por otra parte, cuando se comprobó inmediatamente después de una extinción semejante del reflejo visual, fué disminuído en intensidad sólo un 60 por 100, y cuando se ensayó en el tercer experimento, después de una pausa de dos minutos y medio, se mostró completamente libre del post-efecto inhibidor. Así, se ve que la inhibición, irradiada del analizador visual al acústico, nunca produjo, sin embargo, un post-efecto inhibidor completo, y prontamente retrocedió de él. Que la rápida anulación del post-efecto inhibidor del analizador acústico, en estos experimentos, no fué debida a la más pequeña intensidad de la inhibición primaria, dentro del analizador visual, queda probado con los siguientes detalles: En el caso del estímulo visual, el intervalo entre las repeticiones (dos minutos y medio) conduce a una disminución progresiva del reflejo, mientras que en el analizador acústico, un intervalo idéntico bastó para la completa restauración del reflejo. Además, cuando en el segundo experimento la extinción del reflejo visual ha conducido a una reducción de la secreción a 3 gotas y media, contra 8 gotas en términos corrientes, una prolongación del intervalo de siete minutos y medio sirvió sólo para refrenar el progreso de la disminución en intensidad del reflejo, no resultando ninguna apreciable restauración del mismo, mientras que el analizador acústico fué, después del intervalo, completamente libre del post-efecto inhibidor. La diferencia entre la restauración de los reflejos, primaria y secun-

dariamente extinguidos, tampoco fué debida a ninguna peculiaridad de los elementos corticales de las regiones visual y auditiva, como se demostró por experimentos en los que el tono fué sometido a la extinción primaria, y los efectos de la extinción secundaria fueron observados en el analizador visual. Las relaciones entre los plazos de recuperación de la inhibición en los analizadores, primaria y secundariamente extinguidos en estos experimentos, fueron exactamente los mismos que antes, y, por tanto, no es preciso cuadros separados. Puede suponerse ahora, razonablemente, que en el analizador secundariamente extinguido, nosotros tratamos con la periferia de la inhibición irradiada, y que su movimiento reseccional comienza en la periferia y prosigue hacia el punto de iniciación de la inhibición exactamente de la misma manera que con el analizador cutáneo sencillo (concentración de la inhibición).

Experimentos sobre la irradiación de la extinción hacia la totalidad de la corteza de los hemisferios cerebrales, fueron realizados con un gran número de variantes. Por ejemplo: dos reflejos condicionados fueron desarrollados en el analizador, que fué sujeto a la extinción primaria (analizador visual) y el efecto inhibitorio de la extinción experimental de uno de estos reflejos fué observado sobre ambos y también sobre reflejos pertenecientes a otros analizadores. La recuperación del post-efecto inhibidor se encontró primeramente en todos los reflejos extinguidos secundariamente pertenecientes a otros analizadores. Poco tiempo después tuvo lugar la recuperación en el reflejo extinguido secundariamente, perteneciente al analizador visual, y, finalmente, aunque después de un tiempo mucho mayor, el reflejo que sufrió la extinción primaria se libró del post-efecto inhibidor. La diferencia en la cantidad de tiempo, necesaria para la recuperación de los dos reflejos pertenecientes al analizador visual primitivamente inhibido, señala claramente una localización regional de los reflejos en los analizadores, tal como fué ya indicado en la lección precedente.

Los mismos resultados dieron también los experimentos realizados sobre irradiación de la inhibición condidionada a la totalidad de la corteza. Un estímulo adicional definido, fué utilizado como inhibidor condicionado común para los reflejos condicionados pertenecientes a diferentes analizadores; cada uno de los estímulos condicionados fué repetido con el estímulo adicional, y permaneció en el complejo, siempre sin refuerzo, así que el estímulo condicio-

nado complejo desarrolló propiedades inhibidoras. Los experimentos actuales fueron conducidos de la manera siguiente: Primero, uno de los estímulos condicionados fué aplicado, y su efecto secretorio registrado. En seguida, el inhibidor condicionado fué aplicado en combinación con el mismo o con otro estímulo condicionado, y su combinación fué repetida varias veces y de un modo sucesivo. Finalmente, el efecto del primer estímulo condicionado, aplicado aisladamente y comprobado a diferentes intervalos de tiempo, después de la última aplicación de la combinación inhibidora. Cuando el reflejo positivo comprobado fué el único empleado en la combinación inhibidora, se vió que estaba considerablemente inhibido y que sólo lentamente se vió libre del post-efecto inhibidor. No obstante, si la combinación inhibidora fué establecida con un estímulo de otro analizador, el estímulo que sirvió de testigo fué inhibido sólo apagadamente y recobró rápidamente su intensidad original. Así se ve que el post-efecto inhibidor fué muy poderoso y prolongado en el analizador del reflejo sujeto a inhibición condicionada primitiva; pero fué sólo muy débil y de corta duración en otros analizadores.

En una serie de experimentos realizados por el Dr. Degtiareva, se establecieron reflejos alimenticios condicionados, separados a un metrónomo (M) y a unas lámparas eléctricas (L). Un objeto giratorio, pero que no hace ruido alguno (R), fué utilizado como estímulo positivo inhibidor condicionado, común a ambos. La aplicación del estímulo condicionado, aisladamente y en combinación inhibidora, fué siempre prolongada durante un minuto, registrándose la cantidad de saliva segregada durante este tiempo.

Los experimentos siguientes dan el resultado final de la determinación del intervalo mínimo que fué necesario para la recuperación completa de los reflejos condicionados de su inhibición secundaria.

Estos experimentos demuestran que, después de cinco repeticiones de la combinación inhibidora, de la que el metrónomo formó parte, el período mínimo necesario para la recuperación completa del reflejo positivo al metrónomo, fué de siete minutos (experimento del 13 de Mayo, cuatro horas y cuarenta y seis minutos). Por otra parte, el período mínimo requerido para la restauración completa del reflejo al metrónomo, después de cuatro repeticiones de su combinación inhibitoria, objeto giratorio más estímulo

visual, fué sólo de quince segundos (experimento del 15 de Mayo, cuatro horas, treinta y cinco minutos y un cuarto).

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas al cabo de un minuto.
	EXPERIMENTO DEL 15 DE MAYO DE 1913.	
4 h 20′	M	11
26′	M + R	5
29′	Idem.	0
32′	Idem.	0
35′	Idem.	0
38′	Idem.	0
46′	M	12
	EXPERIMENTO DEL 16 DE MAYO DE 1913.	
4 h 16′	M	12
22′	L + R	4
25′	Idem.	0
28′	Idem.	0
31′	Idem.	0
34′	Idem.	0
35′ 15″	M	11

Finalmente, nosotros hemos estudiado la irradiación de aquella forma, de inhibición interna que se desarrolla durante la primera fase del reflejo de larga huella. Según el carácter peculiar de este tipo de inhibición interna, teniendo lugar como parte de un fenómeno difásico, pudiera esperarse que mostrara peculiaridades en relación a su post-efecto, y, precisamente, esto fué lo que se encontró en este caso. Los resultados obtenidos en los experimentos con diferentes perros, variaron considerablemente, y sólo en un cierto número de casos pudo ser seguida fácilmente la irradiacion de la inhibición sobre la totalidad de la corteza cerebral. Los experimentos fueron realizados de la siguiente manera. El estímulo para el reflejo de huella se prosiguió sólo durante la primera parte de la fase inhibidora del reflejo de huella, y fué seguido, ya inmediatamente, o ya después de un cierto intervalo de tiempo, por un estímulo condicionado de otro analizador; la intensidad de este estímulo ha sido determinada previamente, y fué investigada de nuevo

para hallar la magnitud del post-efecto inhibidor. Algunos de estos experimentos son detallados más abajo.

Se establecieron dos reflejos separados en treinta segundos; el estímulo condicionado fué en el primer caso unas lámparas eléctricas y en el segundo el estímulo táctil de la piel, y después de tres minutos se estableció un tercer reflejo condicionado al metrónomo. La fase inhibitoria de este reflejo fué de uno y medio a dos minutos, siendo los tres reflejos establecidos con ayuda del ácido.

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas.
	Experimento del 26 de Enero de 1912.	
3 h 24′	Excitación mecánica de la piel	A los 30″, 9.
41′	Golpes de metrónomo. . . .	A los primeros 30″, 0; a los siguientes 30″, 1.
42′	Excitación mecánica de la piel	A los 30″, 4.
	Experimento del 28 de Enero de 1912.	
3 h 20′	Lámparas eléctricas.	A los 30″, 7.
36′	Golpes de metrónomo. . . .	A los primeros 30″, 0; a los siguientes 30″, 1,
37′	Lámparas eléctricas.	A los 30″, 2.

El resultado es enteramente definido. La inhibición despertada por el metrónomo en la primera fase de su acción ha irradiado del analizador acústico a los analizadores visual y táctil, disminuyendo sus reflejos en un 60 a 70 por 100. En otro perro el resultado fué completamente inverso. El estímulo condicionado, aplicado inmediatamente después de la fase inhibitoria del reflejo retardado, produce un aumento del efecto positivo. La razón de esta diferencia fué encontrada sin dificultad. En el primer perro, cuando se dejó transcurrir un intervalo de dos minutos entre la acción aislada del metrónomo y la aplicación del estímulo condicionado subsiguiente, la fase de excitación del reflejo desplazado nunca apareció durante estos dos minutos. En otras palabras: la fase de inhibición del reflejo desplazado en este perro fué aislada efectivamente de la fase de excitación. Bajo estas condiciones experimentales la inhibición se hizo evidente en su post-efecto sobre los estímulos táctil y visual. En el segundo perro, de otra parte, cuando se dejó transcurrir el

mismo intervalo entre la acción aislada del metrónomo y la aplicación subsiguiente del estímulo condicionado, la fase activa del reflejo al metrónomo apareció durante este intervalo. En este perro, sin embargo, bajo las condiciones experimentales, el efecto del estímulo condicionado, coincidiendo con la fase positiva del reflejo desplazado, no fué disminuída, sino considerablemente aumentada, debido a la suma de los dos reflejos. En este segundo perro el proceso excitador aparece más temprano y fué más poderoso; en otras palabras: la separación de la fase inhibitoria del reflejo desplazado de la fase excitadora no fué completa. Es interesante hacer notar, a este respecto, que en el primer perro el proceso inhibidor predomina, en general, sobre el excitador.

En ésta y en la lección precedente yo he aportado numerosos experimentos que ilustran la irradiación del post-efecto inhibidor sobre la corteza cerebral, y esto habrá podido parecer hasta superfluo. Sin embargo, tal multiplicidad de experimentos fué necesaria para recalcar de un modo suficiente cuán a menudo ocurre este fenómeno en su forma más pura y simple. Los hechos hasta aquí considerados muestran sólo las mutuas relaciones entre los procesos inhibidor y excitador, revelados por los métodos especiales de experimentación, y a menudo simplemente debido a las peculiaridades del animal. En muchos casos estas interrelaciones son oscurecidas por varios elementos accesorios que hacen mucho más complejo la totalidad del proceso.

Al comienzo de nuestras investigaciones sobre la irradiación de la inhibición interna, chocamos con los resultados paradójicos e inesperados de ciertos experimentos (Dr. Krasnogorsky). Los experimentos del Dr. Krasnogorsky sobre la irradiación y concentración de la inhibición diferencial en el analizador cutáneo, fueron descritos en la lección precedente. La prueba preliminar del reflejo condicionado al estímulo táctil de la piel en un lugar situado a distancia de 22 cm. del lugar primitivamente inhibido, dió lugar a ocho gotas de secreción salival durante treinta segundos, mientras que el reflejo visual dió cinco gotas. Un minuto después de la última de las tres estimulaciones del lugar inhibitorio, el reflejo visual se redujo a cero; en otras palabras, el post-efecto inhibidor, irradiándose del analizador táctil al visual, ha oscurecido el efecto excitador del estímulo visual. Después de diez minutos de intervalo, fué estimulado de nuevo el lugar inhibidor cuatro veces sucesivas, ensayándose

el reflejo táctil a 22 cm. de distancia del lugar inhibidor un minuto después del último estímulo inhibidor, encontrándose el lugar ensayado libre de toda clase de inhibición.

Fenómenos semejantes han sido registrados en los experimentos sobre inhibición condicionada, realizados por el Dr. Chebotareva. En un perro se establecieron diferentes reflejos condicionados pertenecientes a diferentes analizadores. Un reflejo condicionado al metrónomo, cuando era aplicado en combinación con un inhibidor, condicionado en forma de un estímulo visual, no pudo dar ni una sola gota de saliva. Un minuto o dos más tarde, la aplicación simple del metrónomo produjo su efecto secretorio completo. Los reflejos condicionados al estímulo táctil y al olor del alcanfor, investigados poco tiempo después, se encontraron fuertemente inhibidos.

Resulta de estos experimentos, al contrario de lo que podíamos esperar, que los reflejos se libraban del post-efecto inhibidor en el analizador primariamente inhibido más pronto que en los otros. A pesar de la cuidadosa consideración de la historia del desarrollo de varios reflejos en los animales, resulta claro que estos resultados, aparentemente anormales, fueron obtenidos sólo en los casos de reflejos inhibidos secundariamente y recientemente establecidos, pertenecientes a otros analizadores o, en casos de reflejos antiguos, cuando ellos no se habían ejercitado en un plazo considerable de tiempo o eran muy débiles, debido a haber sido establecidos con la ayuda de estímulos de muy pequeña intensidad.

De aquí se sigue que, si un área determinada que estuvo originariamente bajo la influencia de la inhibición se ha librado del post-efecto inhibidor, esto no quiere decir que la inhibición sea anulada también en las regiones que rodean a esa área. Bajo ciertas circunstancias bien definidas, el proceso de excitación en algunas áreas de la corteza puede prevalecer sobre la inhibición débil coexistente de áreas de alrededor. En realidad, los reflejos condicionados, en los que la fase de generalización inicial no ha sido suficientemente intensa, así como en los reflejos de pequeña intensidad de excitación se perturban fácilmente, ya por inhibición interna o externa. Por el contrario, aquellos reflejos condicionados en los que la especialización se ha llevado hasta un alto grado, no son fácilmente influenciados por la inhibición interna o la externa. La cuestión de la estabilidad y resistencia de los reflejos condicionados bien desarrolla-

dos, positivos y negativos, será tratada en una lección posterior.

Con el fin de aclarar estos excepcionales fenómenos que parecen contradecir las leyes generales de la irradiación y concentración de la inhibición, el Dr. A. M. Pavlov realizó los siguientes experimentos:

En un perro se establecieron reflejos condicionados a estímulos pertenecientes a diferentes analizadores, cuidándose muy especialmente de que todos los estímulos se repitieran igual número de veces con su refuerzo correspondiente. Después que se hubo alcanzado el máximo de intensidad, se estableció una inhibición condicionada para uno de los reflejos por el método usual del no refuerzo del correspondiente estímulo cuando era aplicado en combinación con el inhibidor condicionado. La intensidad de la inhibición condicionada se llevó hasta el punto de que el post-efecto inhibidor, comprobado por la aplicación del estímulo correspondiente, se limitara a dos minutos. Durante el período de desarrollo de la inhibición condicionada, todos los reflejos positivos se reforzaron un número igual de veces. A este momento del experimento, todos los otros estímulos que hasta entonces no se habían combinado con el inhibidor condicionado fueron ensayados por primera vez con el inhibidor, y se vió que estos reflejos también con sólo una excepción, se vieron libres del post-efecto inhibidor dos minutos después de la iniciación de la inhibición condicionada. La excepción correspondió a un reflejo condicionado débil establecido al estímulo de una luz poco intensa, y que se encontró todavía inhibido algún tiempo después que los demás habían recobrado su acción. De estos experimentos resulta evidente que una misma intensidad de inhibición, que no produce ninguna disminución del reflejo intenso, produce una acción definida sobre el débil.

Esta dependencia del post-efecto inhibidor de la intensidad del reflejo inhibido secundariamente, es sólo uno de los muchos factores que complican el progreso suave de la irradiación y concentración de la inhibición. En la próxima lección describiremos otro factor de la mayor importancia, que produce una alteración profunda en el progreso de la irradiación y concentración.

Ahora pasaremos a la consideración de la prueba experimental, en lo que se refiere al post-efecto del proceso excitador. Esto no ha sido, sin embargo, estudiado con la extensión del post-efecto del proceso inhibidor.

Los primeros experimentos sobre el post-efecto de la excitación fueron realizadas por el Dr. M. PETROVA y sobre las mismas líneas generales que los experimentos sobre irradiación y concentración de la inhibición. Cinco aparatos separados para el estímulo táctil de la piel fueron colocados a lo largo del miembro posterior de un perro. El primero de la serie fué colocado sobre la pata y el quinto sobre la pelvis. En un animal el estímulo táctil de la pata (1) sirvió para provocar un reflejo condicionado al ácido, mientras que en otro animal sirvió para despertar un reflejo condicionado alimenticio. A causa de la generalización inicial del reflejo, el estímulo de los otros lugares (2, 3, 4 y 5) también provocó, al principio, un reflejo alimenticio positivo o de defensa al ácido. Estos lugares, sin embargo, fueron diferenciados rápidamente por el método del contraste, llegando, finalmente, a un efecto cero, así que, sólo el estímulo de la pata permaneció positivo. Al comienzo de cada experimento, el estímulo táctil de la pata (estímulo positivo) fué aplicado durante treinta segundos, y la cantidad de secreción salival fué recogida durante la primera mitad y durante la segunda mitad del período de estimulación. Después de treinta segundos de estímulo, el reflejo fué reforzado. Entonces, después de algún intervalo de tiempo, la pata fué de nuevo estimulada; pero ahora el estímulo fué continuado durante los primeros quince segundos, y fué seguida inmediatamente por el estímulo de uno u otro de los lugares inhibidores durante los segundos quince segundos. Los resultados obtenidos fueron los siguientes: al cambiar el estímulo del lugar positivo número 1 al lugar inhibidor próximo número 2, la secreción salival, durante el segundo período de quince segundos, fué disminuída sólo de un modo ligero o no lo fué, comparada con la secreción observada durante el primer período de quince segundos (acción del aparato número 1). Pero cuando el aparato más alejado (número 5) actuó durante el segundo período de quince segundos, la secreción salival fué disminuída considerablemente. El estímulo de los lugares números 3 y 4, bajo condiciones idénticas, dió una secreción intermedia entre lo que daba lugar los lugares números 2 y 3; el efecto secretorio del lugar número 3 excedió al del lugar número 4.

En experimentos posteriores, no sólo se registró la secreción salival durante los quince segundos del estímulo actual del lugar inhibidor, sino también la totalidad del post-efecto secretorio. En estos experimentos la diferencia en el efecto del estímulo más pró-

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas después de cada 15 segundos tras el 1.°, 2.°, 3.°, 4.°, 5.°, 6.°						Observaciones.
Experimento del 14 de Noviembre de 1913.								
2 h 00'. . .	Núm. 1	8	7					Reforzado.
10'. . .	» 1	7	11					Idem.
25'. . .	» 1 seguido del 2. .	7	5	5	3	1	1	No reforzado.
40'. . .	» 1	4	9					Reforzado.
Experimento del 16 de Noviembre de 1913.								
1 h 45'. . .	» 1	5	9					Idem.
2 » 00'. . .	» 1	5	7					Idem.
10'. . .	» 1 seguido del 5. .	6	2	1	0	0	0	No reforzado.
26'. . .	» 1	2	8					Reforzado.
Experimento del 19 de Noviembre de 1913.								
1 h 45'. .	» 1	4	8					Idem.
2 » 45'. . .	» 1	6	7					Idem.
3 » 10'. . .	» 1 seguido del 2. .	7	5	3	2	1	0	No reforzado.
25'. . .	» 1	2	8					Reforzado.
37'. . .	» 5	0	0	0	0	0	0	No reforzado
Experimento del 21 de Noviembre de 1913.								
1 h 32'. . .	» 1	6	12					Idem.
2 » 32'. . .	» 1	9	15					Idem.
3 » 10'. . .	» 1	10	13					Idem.
22'. . .	» 1 seguido del 5. .	8	4	2	0	0	0	No reforzado.
35'. . .	» 1	7	11					Reforzado.
Experimento del 23 de Noviembre de 1913.								
12 h 40'. . .	» 1	7	11					Idem.
1 » 00'. . .	» 1	9	13					Idem.
10'. . .	» 1	10	12					Idem.
22'. . .	» 1 seguido del 2. .	12	8	4	3	1	0	No reforzado.
36'. . .	» 1	3	9					Reforzado.
Experimento del 28 de Noviembre de 1913.								
1 h 30'. . .	» 1	7	8					Idem.
45'. . .	» 1	6	10					Idem.
59'. . .	» 1 seguido del 5. .	8	5	1	0	0	0	No reforzado.
2 » 05'. . .	» 2	0	0	0	0	0	0	Idem.
18'. . .	» 1	2	10					Reforzado.

ximo y del más alejado se mostró casi sin excepción y del modo más marcado. Por ejemplo, el estímulo del lugar más próximo número 2 provocó una secreción más prolongada y mayor que el estímulo del lugar más remoto (número 5). El anterior experimento ilustra este caso. Al perro utilizado en este experimento se le estableció el reflejo condicionado táctil con la utilización del ácido.

Los resultados de estos experimentos fueron muy definidos. Cuando el estímulo positivo número 1 fué seguido por el inhibidor más próximo, número 2, la cantidad de secreción salival recogida durante los primeros quince segundos (acción del número 1) fué en los tres experimentos, 7, 7 y 12 gotas, respectivamente, mientras que la secreción durante el período restante (acción del número 2), más post-efecto secretor fué de 15, 11 y 16 gotas, respectivamente. Cuando el estímulo positivo número 1 fué seguido por el estímulo más remoto, número 5, la secreción, durante los primeros quince segundos, fué de 6, 8 y 8 gotas, respectivamente, mientras que la secreción durante la acción del estímulo más lejano, número 5, más la secreción durante el período del post-efecto excitador, fué sólo de 3, 6 y 6 gotas, respectivamente. La secreción total subsiguiente a los primeros quince segundos, fué, sin embargo, en el primer caso (con el número 5) definidamente menor. Al cambiar del estímulo positivo número 1 al estímulo inhibidor más próximo, número 2, el post-efecto secretorio persistió durante cuarenta y cinco a sesenta segundos, mientras que al cambiar hacia el estímulo más lejano, número 5, el post-efecto secretor persistió sólo quince segundos.

Estos resultados son de la mayor importancia si se recuerda que las propiedades inhibitorias del estímulo más cercano, número 2, debiera ser mayor que los del más remoto, número 5, teniendo en cuenta, como nosotros hemos dicho, que la diferenciación es tanto más delicada cuanto más intenso es el proceso inhibitorio fundamental. Que esto es el caso actual fué establecido definitivamente por los experimentos especiales, en los que el post-efecto inhibidor de los números 2 y 5 fué investigado sobre el reflejo positivo del número 1, y sobre el estímulo condicionado de otros analizadores.

El siguiente es un ejemplo del post-efecto inhibidor sobre el reflejo positivo de los lugares número 1, investigado cuatro y medio minutos después de haber utilizado el estímulo inhibidor nú-

mero 2 y 5, respectivamente. Los experimentos fueron realizados sobre el mismo perro que antes.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
3h 45'	Núm. 1.	12
55'	» 1.	18
4 » 10'	» 2.	0
15'	» 1.	4
20'	» 1.	15
35'	» 5.	0
40'	» 1.	12
45'	» 1.	15
50'	» 1.	12

El post-efecto inhibidor subsiguiente al estímulo del lugar número 2, fué todavía muy poderoso después de un intervalo de cuatro minutos y medio, mientras que el post-efecto inhibidor siguiente al estímulo del lugar número 5 fué despreciable.

En vista de los resultados de estos experimentos, parece que no hay razón para dudar de que la excitación provocada por el estímulo positivo en los experimentos anteriores ejerció un efecto mayor sobre el lugar más próximo a él que sobre el más remoto. El fenómeno en total debe ser considerado, por consiguiente, como un resultado de una irradiación de excitación.

Algunos experimentos sobre la irradiación de la excitación han sido repetidos recientemente por el Dr. Podkopaef. Los lugares para la estimulación táctil fueron tomados sobre la piel de un lado del cuerpo, habiendo sido colocado el primer aparato sobre la pata anterior, y el resto de los aparatos, a distancias iguales, a lo largo del tronco y de los miembros posteriores del perro; el último, colocado sobre la pata posterior. Al estímulo del área de la pata anterior, se le dieron las propiedades de un estímulo condicionado alimenticio positivo, mientras que al estímulo de las demás áreas de la piel las propiedades de un estímulo negativo. La secreción salival fué recogida durante períodos sucesivos de cinco segundos. Corrientemente el estímulo condicionado positivo fué continuado durante treinta segundos y fué reforzado inmediatamente, pero para el fin de la comprobación del estímulo fué ocasionalmente re-

bajado a quince segundos y fué seguido por una pausa de quince segundos antes del refuerzo.

De esta manera fué posible seguir el curso de la secreción durante treinta segundos, cuando el estímulo actuó durante todo ese tiempo, y también durante treinta segundos, cuando el estímulo fué limitado a los primeros quince segundos. Con la estimulación más larga, la proporción entre lo segregado durante los primeros quince segundos a lo segregado durante los segundos quince segundos, fué de 1 : 2,4, y en el caso del estímulo abreviado, fué de 1 : 1,25. En la serie de experimentos posteriores, el estímulo positivo, después de actuar durante los primeros quince segundos, fué seguida inmediatamente por un estímulo inhibidor, que actuó durante el período siguiente de quince segundos, y este estímulo consistió en la excitación del lugar más cercano o más remoto. La relación de la cantidad de secreción durante los primeros quince segundos a la del segundo plazo de quince segundos fué, en el primer caso, de 1 : 1,35, y en el último caso, de 1 : 0,53. Es evidente, por consiguiente, que en este caso, como en los experimentos previos, el post-efecto excitador del estímulo positivo fué intenso en el lugar próximo a él y despreciable en el más alejado.

Ni la última ni la primera serie de experimentos nos permite determinar con qué fase de excitación hemos de tratar, si con la fase de irradiación o con la fase de concentración. Actualmente se realizan experimentos en los que el estímulo inhibidor es aplicado, no inmediatamente a la cesación del estímulo positivo, sino después de una corta pausa de variada longitud. Desgraciadamente, los datos experimentales directos, concernientes a la irradiación y concentración de la excitación, están limitados a lo descrito anteriormente. No obstante, existe un número aislado de observaciones que tienen relación con este asunto y que describiremos ahora.

Uno de nuestros animales, un perro de ganado, presentaba lo que pudiéramos llamar una forma exagerada del reflejo de vigilancia o protección. El experimentador, Dr. Besbokaya, que trabajaba siempre con el perro en una sala separada, lo preparó hábilmente para la experimentación, colocándolo sobre la mesa y ajustándole los diferentes aparatos para las excitaciones de la piel. Bajo la dirección del Dr. Besbokaya, los experimentos sobre los reflejos condicionados transcurrían suavemente, pero en el momento en que un

extraño aparecía en la sala de experimentación, el perro mostraba una agresividad extraordinaria (ocurría conmigo mismo), y, muy especialmente, cuando el extraño tomaba el lugar del experimentador. Aplicando el estímulo alimenticio condicionado, establecido bajo estas condiciones, yo obtuve siempre un reflejo secretorio muy superior a lo normal, consumiendo el perro su comida con exagerado esfuerzo muscular. La agresividad del perro, provocada por mi presencia, disminuía en intensidad cuando yo, intencionadamente, permanecía quieto en la habitación. De todo el reflejo agresivo sólo permanecía la mirada del animal clavada sobre mí.

El estímulo alimenticio condicionado produjo ahora una secreción salival mucho más pequeña que en condiciones normales, y en alguna ocasión hubo falta de secreción. Tan pronto como yo cambiaba de actitud, y, sobre todo, cuando yo me movía de mi sitio, la reacción agresiva volvía a aparecer en su pleno vigor, y las reacciones motoras y salivales, en respuesta del estímulo alimenticio condicionado, aumentaron extraordinariamente en intensidad. Es interesante hacer notar que, si bien este perro permanecía calmado en presencia de una persona extraña, completamente inmóvil, la reacción agresiva retornaba después de cada refuerzo y después del final de cada estímulo, y así continuaba durante algún tiempo, aun cuando la persona extraña permaneciese inmóvil. Esto parece ser sólo una explicación posible de este fenómeno.

El efecto excitador poderoso producido por la persona extraña y sus movimientos deben irradiarse a los hemisferios y aumentar, entre otras, la excitabilidad del área que está relacionada con las funciones alimenticias. Cuando, no obstante, esta excitación disminuyó, debido a la debilitación y concentración del estímulo externo, entonces lo contrario tuvo lugar, y la excitabilidad del área más remota disminuyó en comparación con lo normal (efecto de la inhibición externa). De una manera semejante la deglución del alimento aumentaba temporalmente la excitabilidad del centro para la reacción agresiva.

Un fenómeno semejante fué observado en los experimentos realizados por el Dr. Prolokof con otro perro también excepcional. En este perro el estímulo táctil de la piel provocaba una reacción motora peculiar y muy definida, parecida a la de las cosquillas y posiblemente de carácter sexual. Daba lugar también a un reflejo alimenticio condicionado, anormalmente poderoso, excediendo a los

otros reflejos alimenticios condicionados a estímulos no táctiles. Como de ordinario, el estímulo táctil de la piel provocaba primero su reacción motora especial, y al cabo de diez o quince segundos, era seguida por un reflejo motor alimenticio muy poderoso. Cuando la reacción motora especial fué vencida por el uso de una técnica, que describiremos en la próxima lección, el reflejo alimenticio condicionado al estímulo táctil se reducía a su nivel normal y se hacía menos poderoso, por ejemplo, que un reflejo homogéneo a un estímulo auditivo. Este fenómeno debe ser considerado, sin duda alguna, como un ejemplo más de irradiación de la excitación.

Nosotros estamos inclinados a dar la interpretación semejante al hecho siguiente: En el caso de la interacción de los reflejos condicionados basados en la utilización de sustancias alimenticias diferentes, la inhibición no se desenvuelve inmediatamente, sino después de un intervalo de algunos minutos. Es enteramente comprensible que al principio una irradiación de la excitación sea iniciada desde el punto de la corteza correspondiente a alguna sustancia alimenticia definida. La excitación de los puntos cercanos de este modo aumenta temporalmente, y es solamente después, cuando la excitación se debilita y se concentra, cuando la inhibición se revela por sí misma (experimento del Dr. Savitch).

Un argumento semejante sirve para explicar algunos de los resultados inesperados obtenidos por el Dr. Vasilief en el curso de la formación de reflejos condicionados heterogéneos a estímulos térmicos. Un reflejo condicionado al ácido fué establecido por la aplicación de un estímulo térmico de 0° C., aplicándose este estímulo a la piel del animal y un reflejo alimenticio condicionado por medio de un estímulo térmico de 47°. El desarrollo de estos reflejos requirió un considerable tiempo, y cuando se estableció definitivamente, demostraron las siguientes peculiaridades extremadamente interesantes. Si el reflejo condicionado al frío (basado sobre el ácido) se estableció con refuerzo varias veces y sucesivamente, el reflejo alimenticio condicionado al calor se transformó, cuando fué provocado directamente después, en un reflejo de defensa al ácido semejante al obtenido con el estímulo del frío. Inversamente, el frío aplicado después de varios refuerzos del reflejo alimenticio condicionado al calor, dió lugar a una reacción alimenticia en lugar de la reacción corriente al ácido. El hecho de esta transformación fué completamente distinta y aleja toda duda, teniendo en cuen-

ta que la naturaleza del reflejo puede ser fácilmente establecida, por ejemplo, observando las reacciones motoras del animal, que difieren extraordinariamente para los dos reflejos. En el caso del reflejo alimenticio, el perro se volvió hacia el experimentador, dividiendo su mirada entre él y la fuente de la comida y relamiendo sus labios; en el caso del reflejo al ácido, el perro se aparta del experimentador, resopla y gruñe, mueve la cabeza y ejecuta movimientos con la lengua. Además, los reflejos pudieron ser fácilmente distinguidos por la composición de la saliva, que en el caso del reflejo alimenticio era espesa y mucosa, y en el caso del reflejo al ácido, flúida y acuosa. Todo esto fué anotado con especial cuidado. La persistencia y transformación prolongada de un reflejo en otro fué de lo más extraño e inesperado, pues tal confusión de reflejos heterogéneos jamás tiene lugar en otros analizadores, como, por ejemplo, en el analizador acústico, incluso si los dos estímulos al reflejo heterogéneo difieren en menos de un tono, si bien se puede pensar que la diferencia entre los dos tonos vecinos es de una significación vital menor que la diferencia entre el calor y el frío. La explicación de ello podría ser también ciertas peculiaridades en las relaciones de los analizadores al calor y al frío. Como es bien sabido, las terminaciones periféricas de estos analizadores (los del calor y frío) están esparcidos separadamente por la superficie de la piel. Ahora bien; el Dr. Shishlo ha probado experimentalmente que las terminaciones corticales de los dos analizadores se sobreponen, siendo tentadora, sin embargo, la suposición de que las terminaciones corticales están esparcidas de un modo semejante a lo que ocurre en la superficie de la piel. Lo demostrado por el Dr. Shishlo explica los fenómenos de irradiación y la confusión entre los reflejos.

Ahora volveremos a considerar un fenómeno que ha sido referido en la lección precedente en relación con la actividad analizadora de la corteza cerebral, pero que desde el punto de vista de su mecanismo íntimo debe ser tratado en esta sección. Esto se refiere a la generalización inicial de estímulos condicionados establecidos recientemente y que representa una actividad positiva aparentemente espontánea de estímulos que no han sido previamente aplicados, pero que constituyen un grupo asociado con los estímulos que han adquirido propiedades condicionadas debidas al refuerzo. Como ejemplo podremos tomar una serie de experimentos sobre el analizador cutáneo realizado por el Dr. Anrep. A lo largo del cuerpo se

dispusieron seis aparatos para estímulo táctil de la piel. A la acción del aparato número 0 colocado sobre el muslo se le dieron las propiedades condicionadas alimenticias positivas en un reflejo de huella corta. Los restantes lugares fueron distribuídos de la siguiente manera:

Número 1, sobre la pata posterior; número 2, sobre la pelvis; número 3, sobre la parte media del tronco; número 4, sobre el hombro; número 5, sobre la pierna anterior; número 6, sobre la pata anterior. El estímulo de cualquiera de los últimos lugares produjo un efecto secretorio condicionado espontáneo, aun cuando ninguno de ellos hubiese sido combinado con la comida; la intensidad de su efecto secretor disminuyó muy gradualmente con la distancia del lugar estimulado al del muslo número 0. La tabla adjunta da el término medio de los resultados obtenidos por los tres perros empleados para estos experimentos. La cantidad de saliva queda expresada en gotas y cada una de ellas igual a 0,01 cc. La secreción fué recogida durante treinta segundos que duró el estímulo.

Sitio	1	0	2	3	4	5	6
Secreción	33	53	45	39	23	21	19

La estabilidad de la generalización varía considerablemente en diferentes términos y no es siempre fácil mantenerla a un definido nivel durante una serie de experimentos. Si el estímulo fuese aplicado en puntos nuevos y reforzados cada vez, los reflejos llegarían a generalizarse completamente. Por otra parte, si estos estímulos permanecen sin refuerzo, se presentaría una oportunidad para el desarrollo de una inhibición diferenciada. En vista de esto y para asegurar resultados más o menos exactos y comparables y que pudieran ser comprobados por repetición, los estímulos serían aplicados alternativamente, con y sin refuerzo, o las aplicaciones serían repetidas a largos intervalos de tiempo (dos o tres semanas).

Ahora nos queda inquirir el mecanismo íntimo de la generalización, siendo la interpretación siguiente la que mejor concuerda con nuestro conocimiento actual. Puede suponerse que cada elemento del aparato receptor alcanza representación en la corteza de los hemisferios cerebrales por medio de su neurona propia central y la agrupación periférica de los órganos receptores pueden ser consideradas como siendo proyectadas en un grupo definido de elementos nerviosos de la corteza cerebral. Un impulso nervioso

que alcanza la corteza desde un punto definido del receptor periférico no da lugar a una excitación que sea limitada sólo al elemento cortical correspondiente, sino que esa excitación irradia desde su punto de origen a la corteza cerebral, disminuyendo en intensidad a medida que más se aleje del centro de excitación. Exactamente lo mismo que hemos visto en el caso de inhibición. Así como el punto inicial de excitación cortical se conexiona con el centro del reflejo absoluto, así también la excitación de puntos secundarios de la corteza cerebral conduce a la formación de muchos reflejos accesorios. Estos reflejos decrecen progresivamente en intensidad con el aumento de distancia del área excitada secundariamente al punto de excitación primaria cortical, lo que, teniendo en cuenta la magnitud del reflejo condicionado, resulta rígidamente determinada por la intensidad de la excitación. Esta interpretación concuerda con los experimentos del Dr. Koupalof, que en una generalización experimental de un reflejo táctil localizado, éste se desenvolvió gradual y progresivamente y que la completa igualización del efecto del estímulo de cualquier lugar de la piel sólo tuvo lugar después de un considerable tiempo. Esto es lo natural, teniendo en cuenta que los reflejos condicionados de un punto más alejado de la excitación primaria aparecen considerablemente más tarde, pues los reflejos táctiles accesorios son mucho más débiles para ponerse en acción en lugares más remotos.

La explicación dada en lo que se refiere a la generalización iniciada de reflejos condicionados simultáneos en un analizador simple pueden ser efectivamente aplicados al tipo de generalización universal que es observado en reflejos de larga huella (lección 7.ª). En el caso de una larga pausa entre el estímulo condicionado y el absoluto, la excitación iniciada por el estímulo condicionado tiene tiempo para extenderse sobre toda la corteza cerebral, y de esta manera todos los puntos corticales individuales pueden ser asociados con el centro del reflejo absoluto tan pronto como éste es estimulado. En el caso de una corta pausa entre los dos estímulos, el centro para el reflejo absoluto determina una concentración de la excitación condicionada hacia sí misma, limitando así una irradiación extensa sobre la masa general de los hemisferios.

LECCIÓN 11.

Inducción mutua de los procesos de excitación e inhibición. - a) Fase positiva de la inducción. b) Fase negativa de la inducción.

EL primer aspecto de la naturaleza íntima de la actividad cortical que cae en nuestro campo de investigación, se refiere a la irradiación y concentración de la excitación e inhibición. Bastante tiempo después fué descubierto otro aspecto de esta actividad y sujeto a un análisis riguroso. Este segundo aspecto se refiere al efecto de refuerzo ejercido por un proceso sobre el otro, ambos en relación a los puntos corticales directamente excitado e inhibido y a aquellos a los que la excitación e inhibición ha irradiado.

Este efecto será considerado como una inducción, término introducido por E. HERING y C. S. SHERRINGTON. La inducción es la mutua o recíproca excitación que conduce a un aumento de la inhibición, y la inhibición que conduce a un aumento de la excitación. Lo primero es considerado como la fase de inducción negativa, y lo segundo como la fase de inducción positiva, o, más brevemente, inducción negativa y positiva respectivamente.

El fenómeno de la inducción fué observado hace muchos años, pero como tan frecuentemente ocurre en las investigaciones científicas, su significación completa fué por largo tiempo ignorada y oscurecida por la idea de la suavidad de propagación de los procesos nerviosos, y aquellas irregularidades que conocemos nosotros ahora como debidas al resultado de la inducción, fueron siempre atribuídas a influencias perturbadoras, cuyo peligro es tan grande en nuestras investigaciones. La primera indicación de la inducción fué encontrada en los experimentos del Dr. KOBAN, en los que, como fué demostrado en la lección 9.ª, el estímulo de un lugar de la piel,

siguiendo inmediatamente a la extinción completa de otro lugar definido, revela casi invariablemente un estado de aumento de la excitabilidad. Sin embargo, investigaciones sintomáticas sobre este fenómeno, no fueron intentadas hasta los experimentos recientes del Dr. Foursikof, que enfocó su atención sobre este punto.

El siguiente es uno de los primeros experimentos del Dr. Foursikof.

Se estableció un reflejo alimenticio condicionado al estímulo táctil de las patas anteriores del perro. Un estímulo táctil semejante de la pata posterior fué diferenciado; la inhibición, siendo completa, de tal forma que ni una simple gota de saliva apareció en respuesta al estímulo del lugar inhibitor.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
4 h 20'	Pata delantera . . .	8	3
36'	Idem	7 1/2	3
45'	Pata trasera	0	—
45' 50"	Pata delantera . . .	12	2
58'	Idem	5	8
5 » 10'	Idem	6 1/2	5

Se ve que el efecto secretor aumentó casi el 50 por 100 cuando el estímulo condicionado positivo fué aplicado inmediatamente después de la terminación del estímulo inhibidor, y que el período latente del reflejo fué acortado definitivamente. Además, la intensidad de la reacción motora alimenticia del animal aumentó considerablemente. Evidentemente, bajo la influencia del estímulo inhibidor (pata posterior), el área cortical correspondiente desarrolla un estado de inhibición que es, como sabemos, conservada por algún tiempo después de la terminación del estímulo inhibidor. Por otra parte, el área cortical correspondiente al estímulo positivo (pata delantera), en la terminación del estímulo inhibidor, puede estar temporalmente en un estado de excitación aumentada. En este ejemplo la interpretación es ayudada por la relación espacial de los dos puntos de estímulo. El problema, sin embargo, se hace más complicado cuando el estímulo positivo y el negativo actúan sobre el mismo punto cortical, como, por ejemplo, en los casos de diferenciación de un estímulo según su intensidad o según su carácter continuo o

interrumpido, o en lo que se refiere a la frecuencia de interrupción en un mismo tipo de estímulos. El fenómeno de inhibición puede ser visto, no obstante, en estos casos también.

El siguiente es otro experimento tomado de las investigaciones del Dr. Foursikof.

Se estableció un reflejo alimenticio condicionado al estímulo de 76 sonidos por minuto de un metrónomo, diferenciándose de éste, otro estímulo de 186 sonidos por minuto del mismo instrumento, y ambos investigados en lo que se refiere a los componentes motor y secretorio del reflejo.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
5.h 05'	76 golpes.	5 1/2	5
15'	76 »	6	5
24'	186 »	0	—
24' 30"	76 »	8	2
45'	76 »	5 1/2	5
51'	76 »	6	5

El estímulo positivo fué investigado inmediatamente después de la aplicación del estímulo inhibidor, demostrando un crecimiento de 30 por 100 en el reflejo secretor; la reacción motora se intensificó de modo semejante, mientras que el período latente del reflejo secretor, se acortó considerablemente.

Otro ejemplo de inhibición positiva, podemos tomarlo de las investigaciones del Dr. Kalmykov; se estableció un reflejo alimenticio condicionado positivo al estímulo de una luz fuerte, y de éste se diferenció un reflejo débil al mismo agente físico.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
1 h 46'	Luz potente	7	15
55'	Idem.	7	15
2 » 05'	Luz débil	0	—
05' 30"	Luz potente	10	4
14'	Idem.	5 1/2	15
24'	Idem.	4	11

En este experimento también, el estímulo positivo, comprobado inmediatamente después del estímulo inhibidor, demostró un aumento del reflejo secretor del 40 por 100; el período latente fué acortado considerablemente, y la reacción motora alimenticia fué aumentada también de un modo muy claro.

Es cuestionable a la luz de los experimentos anteriores el hecho de si el fenómeno de inducción positiva no es, realmente, más que una forma de desinhibición. Que tal interpretación es plausible, lo demuestra el hecho de que en los experimentos sobre inducción positiva se intercala una nueva condición al reemplazar el estímulo condicionado negativo por el positivo. Esta nueva condición puede jugar un potente papel, como cualquier otro cambio reciente en las condiciones que rodean el experimento, y puede provocar una reacción investigadora que produce la desinhibición. Sin embargo, aparte de muchos puntos de diferencia en el detalle entre el fenómeno de inhibición positiva y la desinhibición, esta explicación es definitivamente desaprobada por el carácter de la reacción motora del animal. Éste nunca, y en ningún tiempo, incluso desde muy al principio, manifiesta por sí mismo una reacción investigadora general, pero sí, siempre, una reacción distintamente especializada correspondiente al reflejo condicionado positivo determinado.

La duración de la inhibición varía desde varios segundos a uno o dos minutos. La causa de esta variación no ha sido todavía suficientemente investigada.

Después de esta comprobación de hechos, debemos nosotros proceder a un estudio más detallado de la inhibición positiva, especialmente teniendo en cuenta que el fenómeno de la inducción dista mucho de ser constante. Este sujeto no está todavía enteramente bajo nuestro control, pero podemos indicar un cierto número de condiciones de las que la inducción depende.

La primera de estas condiciones fué revelada accidentalmente. En ciertos experimentos con un estímulo alimenticio condicionado de 100 sonidos de metrónomo por minuto, el Dr. Kalmykov observó regularmente una inducción positiva al comprobar el estímulo positivo inmediatamente después de retirar el estímulo inhibidor de 170 golpes de metrónomo por minuto. Sin embargo, cuando el Doctor Kalmykov intentó demostrar el experimento en presencia de varios visitantes, entre los que yo me encontraba, el resultado obtenido fué completamente diferente; en lugar del aumento acostumbrado, la apli-

cación del estímulo inhibidor inmediatamente antes del positivo, originó una disminución pronunciada del reflejo positivo. Esta desviación inexperada fué explicada de la siguiente manera: Teniendo en cuenta que el perro no fué aislado suficientemente de los sonidos producidos por el experimentador y los visitantes, la conversación entre ellos, debió actuar como un estímulo inhibidor externo, debilitando la diferenciación, y al comienzo, incluso dando lugar a una desinhibición bien marcada. La inducción positiva no pudo, sin embargo, ser mostrada ni una sola vez durante el experimento. He aquí el detalle del experimento.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
1 h 27'	100 golpes.	7 1/2	9
40'	100 »	7	16
47'	160 »	4	12
55'	100 »	3	21
2 » 05'	100 »	11 1/2	7
2 » 15'	160 »	0	—
15' 30".	100 »	0	—
21'	100 »	11	6
33'	160 »	0	—
33' 30" . . .	100 »	2	27
42'	160 »	0	—
42' 30"	100 »	2	26
50'	100 »	10 1/2	7

Como se ve, la diferenciación que, anteriormente a este experimento, fué completa, se alteró a su primera aplicación en presencia de los visitantes, obteniéndose 4 gotas de saliva. Más tarde, el estímulo inhibitorio, aplicado aisladamente, dió la secreción salival 0: pero, durante todo el experimento, el estímulo inhibitorio no mostró nunca ningún poder de inducción positiva; el reflejo positivo, investigado inmediatamente después de separar el estímulo inhibidor, sufrió una disminución, y fué, sin embargo, influenciado inmediatamente por un post-efecto inhibidor, en lugar de la inducción positiva temporal corriente (2,15 1/2 p. m., 2,33 1/2 p. m., y 2,42 1/2 p. m.)

Se debe deducir de lo anterior que la debilitación del proceso inhibidor conduce a la desaparición de la inducción, y, por tanto, el

post-efecto inhibidor comienza a desenvolverse inmediatamente, sin la intervención de un aumento preliminar de la excitación. Con el fin de comprobar esta interpretación, el Dr. Kalmykov redujo la intensidad de la inhibición diferencial, subordinando, intencionadamente, ella a la inhibición externa. Para este fin, el experimento fué precedido por la introducción en la boca de una sustancia repugnante, no pudiéndose observar ninguna inducción en el curso del experimento. Se puede deducir, por consiguiente, que la manifestación de la inhibición positiva depende de la intensidad definida de la inhibición.

La segunda condición, de la que depende el desarrollo de la inducción, fué también investigada en experimento sobre el mismo perro. Se estableció la inhibición diferencial al metrónomo, que sonaba a 160 veces por minuto, repitiéndose un gran número de veces en el curso de varios meses, sin comprobar la inducción.

De nuevo se estableció una diferenciación más delicada al sonido del metrónomo, que tocaba 112 veces por minuto (el estímulo positivo fué, en ambos casos, 100 toques de metrónomo por minuto). Cuando la discriminación llegó a ser absoluta, se ensayó la inducción, que dió los siguientes resultados:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
1 h 17'	100 golpes.	12	19
26'	112 »	0	—
26' 30''	100 »	21	6
56'	100 »	7	22

La acción inductiva de la nueva diferenciación más delicada, dió lugar a un inmediato aumento del reflejo positivo secretorio, aproximadamente, de un 75 por 100, y un acortamiento considerable del período latente. Pero, al ensayar ahora la diferenciación más antigua de 160 golpes de metrónomo por minuto, fué sorprendente encontrar que no pudo ser observada ninguna traza de acción inductiva. Nosotros pensamos que este resultado pudiera ser debido a la interrupción de la aplicación de la diferenciación más antigua, que la ponía en condiciones de inferioridad ante la más recientemente establecida, y, al mismo tiempo, más delicada diferenciación. Para comprobar esto, practicamos ambas diferenciaciones

alternativamente, por períodos de 10 a 15 días; pero este proceder no cambió en nada los resultados, como lo demuestran los siguientes experimentos.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Período latente de la reacción salival en segundos.
	Experimento del 17 de Abril.		
11 h 11'.	100 golpes.	16	8
19'.	112 »	0	—
19' 30". . . .	100 »	20	2
50'.	100 »	0	—
57'.	100 »	4	26
	Experimento del 20 de Abril.		
11 h 37'.	100 »	13	9
45'.	160 »	0	—
45' 30". . . .	100 »	5	25
55'.	100 »	6	25
12 » 02'.	100 »	6	17

Se ve que la nueva y más fina diferenciación produce un evidente efecto temporal de inducción positiva, mientras que la más antigua y más grosera fué seguida directamente por un post-efecto inhibidor. La repetición de los experimentos condujo a una debilitación de la inducción positiva de la diferenciación más fina.

En experimento semejante realizado por el Dr. Frolof, se introdujo una modificación, empleando un estímulo inhibidor de mayor intensidad que el estímulo al reflejo condicionado positivo. El estímulo consistió, en estos experimentos, en el tono D del variador de tonos de Max Kohl, amortiguado en grados diferentes. Se emplearon tres intensidades de dicho tono. El más débil sirvió de estímulo condicionado positivo, mientras que a las otras intensidades se le dieron propiedades inhibidoras, contrastándose primeramente el tono más intenso. Cuando esta diferenciación se estableció definitivamente, se investigó su acción inductiva positiva.

He aquí el resultado de estos experimentos:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
1 h 28'	Tono débil	12
33'	» fuerte	5
42'	» débil	11
56'	» »	11
2 » 08'	» fuerte	0
08' 30"	» débil	17
18'	» »	7

La transición inmediata del tono inhibidor al tono débil positivo, mostró que el efecto del último había aumentado en un 50 por 100. La diferenciación del tono más intenso, fué repetida varias veces durante un mes. Cuando se investigó, al final de este período, se vió que había perdido completamente su efecto de inducción positiva. He aquí el resultado del experimento:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
1 h 41'	Tono débil	8
57'	» »	6
2 » 05'	» »	9
11'	» fuerte	0
11' 30"	» débil	6
24'	» »	6 1/2

El experimento siguiente consistió en el establecimiento de la diferenciación a un tono de intensidad intermedia. Esta diferenciación alcanzó a la 19 aplicación. El resultado de este experimento es el siguiente:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
1 h 15'	Tono débil	12 1/2
19'	» »	11
28'	» medio	0
29' 30"	» débil	17
45'	» »	9

Exactamente lo mismo que en los experimentos del Dr. KALMYKOV, la diferenciación más antigua perdió sus efectos inductivos, después de varias aplicaciones, mientras que la diferenciación más nueva y delicada, una vez establecida definitivamente, mostró un efecto inductivo, intenso y positivo.

La conclusión natural que se saca de estas observaciones, es que la inducción positiva representa un fenómeno temporal, que es asociado con el período de establecimiento de nuevas relaciones en el sistema nervioso. La inducción aparece sólo con el desarrollo máximo de una inhibición cortical dada, y desaparece después que la inhibición se ha estabilizado. Esta regla general, sin embargo, no deja de tener excepciones, teniendo en cuenta que, en algunos casos, la inducción es mantenida durante largos períodos de tiempo, sin demostrar ningún signo de disminución subsiguiente. Hasta donde podemos aprovechar estos datos, esto depende de si el reemplazo rápido del estímulo inhibidor, por el excitador, afecta a una misma área cortical, como en los experimentos ya descritos, o de si los dos estímulos afectan a áreas corticales más o menos remotas, como los experimentos sobre el analizador cutáneo. Las condiciones bajo las cuales la inducción toma un carácter más o menos permanente, pueden ser sólo comprobadas por ulteriores experimentos, como los que están en curso.

Debemos añadir, sin embargo, que un número considerable de experimentos fueron realizados con diferenciación del grado de ritmicidad del estímulo táctil de algunas áreas definidas de la piel. En estos experimentos, un grado alto de estimulación actúa como estímulo positivo, mientras que un grado bajo actúa como inhibidor. Hasta aquí, no hemos podido observar ninguna inducción positiva con estos estímulos de rápida transición del inhibidor al excitador. En todos los casos, fué observado solamente un desarrollo inmediato de un post-efecto inhibidor.

La inducción negativa, esto es, una intensificación de la inhibición, bajo la influencia de la excitación precedente, se observó hace ya varios años; pero siempre fué interpretada erróneamente, y sólo ha recibido una adecuada interpretación en algunos experimentos muy recientes. En estos experimentos, que fueron realizados por el Dr. STROGANOF, el fenómeno de la inducción negativa fué investigado repetidamente en muchos perros, y puede ser ahora estimado en todo su valor.

La inducción negativa fué primeramente investigada por la destrucción de la inhibición interna. Algunos experimentos de este tipo, realizados por el Dr. Krjishkovsky, tratan especialmente de la destrucción de la inhibición condicionada. A un simple tono se le dieron las propiedades de estímulo condicionado positivo al ácido, mientras que en combinación con un estímulo táctil cutáneo, sirvió como estímulo en una inhibición condicionada. La destrucción de la inhibición fué intentada, invirtiendo el proceso empleado en su formación, la aplicación de la combinación inhibitoria fué alternada

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 15 de Octubre de 1907.		
10 h 24'. . .	Tono	11	
38'. . .	Combinación.	0	
39'. . .	Tono	13	
11 » 11'. . .	Combinación. . . .	0	En todos los casos se vertió en la boca del perro disolución ácida.
27'. . .	Tono	10	
40'. . .	Combinación.	0	
58'. . .	Tono	11	
12 » 15'. . .	Combinación.	0	
25'. . .	Tono	10	
39'. . .	Combinación.	0	
55'. . .	Tono	12	
	Experimento del 16 de Octubre de 1907.		
1 h 34'. . .	Tono	8	
52'. . .	Combinación.	0	Reforzada en todos los casos por administración de ácido.
2 » 41'. . .	Tono	9	
55'. . .	Combinación.	0	
3 » 10'. . .	Tono	7	
	Experimento del 17 de Octubre de 1907.		
10 h 55'. . .	Tono	7	
11 » 05'. . .	Combinación.	0	Reforzada en todos los casos por administración de ácido.
25'. . .	Tono	6	
55'. . .	Combinación.	0	
55'. . .	Tono	8	
12 » 06'. . .	Combinación.	0	
19'. . .	Tono	7	

con la aplicación del estímulo condicionado positivo, siendo ambos reforzados al mismo tiempo. Los resultados obtenidos fueron completamente inesperados. A despecho de 10 aplicaciones de la combinación inhibitoria, con refuerzo para el ácido en el curso de tres días, sus propiedades inhibitorias permanecieron inalterables. El cuadro anterior muestra el resultado de los experimentos.

Teniendo en cuenta que este método fracasó al intentar producir la destrucción de la inhibición condicionada, se utilizó otra técnica en los días siguientes al último experimento. La combinación, que permaneció siempre reforzada, fué ahora aplicada repetidamente, sin ninguna intervención del estímulo condicionado positivo. La destrucción de la inhibición se obtuvo rápidamente.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
	EXPERIMENTO DEL 18 DE OCTUBRE DE 1907.		
10 h 42'. . .	Tono	10	En todos los casos se introduce en la boca del perro disolución ácida.
52'. . .	Combinación.	0	
10 » 04'. . .	Idem.	5	
17'. . .	Idem.	4	
30'. . .	Idem.	6	
41'. . .	Idem.	6	
54'. . .	Idem.	8	

Si bien la diferencia entre los resultados de estos dos métodos parece suficientemente clara, en seguida surgió la suposición

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segudos.	Observaciones.
	EXPERIMENTO DEL 22 DE NOVIEMBRE DE 1908.		
10 h 45'. . .	Tono	8	En todos los casos se introduce en la boca del perro la disolución ácida.
57'. . .	Combinación.	0	
11 » 09'. . .	Idem.	0	
25'. . .	Idem.	1	
35'. . .	Idem.	5	
49'. . .	Idem.	5	
12 » 03'. . .	Idem.	10	
25'. . .	Idem.	14	

de que la destrucción que se desarrolló tan rápidamente con el segundo método, hubiese sido facilitada por el refuerzo previo, en el período más temprano de la aplicación alternada. Con el fin de eliminar esta posibilidad, la combinación inhibitoria fué de nuevo establecida y practicada durante un período de más de un año; cuando el segundo método para la destrucción fué de nuevo aplicado, los resultados fueron los indicados en la página anterior.

Estos experimentos demuestran claramente una diferencia esencial entre los dos métodos; pero, como ya se ha dicho, la aparente anomalía presentada por el primer método, estuvo durante varios años sin una explicación satisfactoria, hasta que el asunto fué de nuevo investigado por el Dr. Strogánof, quien trabajó acerca de la inhibición diferencial. Se establecieron reflejos alimenticios condicionados en cuatro perros, siendo esta diferenciación establecida para tonos musicales de diferente intensidad y para diferente número de sonidos del metrónomo. Se pudo observar una diferencia pronunciada en el grado de destrucción del proceso inhibidor, para los dos métodos, en todos los perros sin ninguna excepción. En el caso de aplicaciones repetidas del estímulo inhibidor, con refuerzo, la destrucción de la inhibición fué obtenida después de unas pocas aplicaciones; en el caso de la alternancia regular del estímulo inhibidor con el estímulo condicionado positivo, siendo seguidos ambos por refuerzos, la destrucción de la inhibición fué mucho más retrasada y apareció sólo después de un gran número de aplicaciones. En los diferentes animales empleados en esta investigación, se utilizó primeramente, en uno, un método de destrucción, y en otros, el otro y, en cada caso, los dos métodos fueron repetidos varias veces con cada animal. La diferenciación fué siempre bien restablecida antes de que tuviera lugar la destrucción experimental. Además, se hicieron varias importantes alteraciones en los experimentos. La primera variación consistió en la aplicación del estímulo positivo, después que la inhibición diferencial fué casi por completo abolida por el uso del segundo método de destrucción, y se encontró que, incluso una simple aplicación, fué suficiente para restaurar por completo, o parcialmente, la inhibición. (Véase la tabla siguiente):

120 golpes de metrónomo por minuto sirvieron como estímulo alimenticio condicionado positivo, y 60 golpes de metrónomo por minuto sirvieron como estímulo de la inhibición diferencial. Duran-

te 41 aplicaciones en un período de cuarenta días, no se obtuvo ni una simple gota de saliva.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
11 h 25'. . .	60 golpes	0	Todas las excitaciones se acompañaron con alimentación.
30'. . .	60 »	0	
42'. . .	60 »	5	
49'. . .	60 »	4	
56'. . .	120 »	8 1/2	
12 » 06'. . .	60 »	0	

Una segunda variación del experimento consistió en hacer tres aplicaciones sucesivas del estímulo condicionado positivo, precisamente antes que la destrucción de la inhibición diferencial por el segundo método, hubiese comenzado. Esta aplicación preliminar del estímulo positivo, causó un retardo inesperado de la destrucción, que requirió ahora una adición de cinco o seis aplicaciones del estímulo inhibidor.

En otro perro, el mismo estímulo condicionado positivo e inhibidor, fué empleado y, si bien la diferenciación en este perro fué menos estable y, por consiguiente, sometida a una más fácil desinhibición, se observó un retardo semejante en su destrucción.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
12 h 01'. . .	120 golpes	6	Todas las excitaciones acompañadas de alimento.
10'. . .	120 »	11	
21'. . .	120 »	5	
51'. . .	60 »	0	
12 » 45'. . .	60 »	0	
52'. . .	60 »	0	
56'. . .	60 »	0	
1 » 02'. . .	60 »	2 1/2	
09'. . .	60 »	2 1/2	

En una tercera variación del experimento, después que la destrucción hubo sido realizada, por el método de la alternancia, hasta un grado ya apreciable, cuatro o cinco aplicaciones del estímulo

positivo fueron suficientes para invertir este efecto, volviéndose a establecer la inhibición.

Otro método de experimentación para la demostración de la inducción negativa, fué empleado por el Dr. Prorokof, quien hizo uso de la antigua observación, de que la respuesta refleja condicionada positiva, provocada por el segundo experimento, demostró frecuentemente un efecto secretorio mucho mayor. Esto fué debido, probablemente, al aumento de la excitabilidad del centro alimenticio que sigue a un primer refuerzo de reflejo absoluto. Por esto, un estímulo inhibidor recientemente establecido, pero todavía por completo estable, se altera frecuentemente cuando es aplicado en un experimento, inmediatamente después de la primera aplicación del estímulo absoluto, y así, el reflejo sufre una desinhibición parcial. Cuando tenemos establecido varios reflejos alimenticios positivos condicionados, y sólo uno de ellos es asociado con una diferenciación, se puede observar que, si uno de los reflejos condicionados independientes es aplicado primeramente en un experimento dado, el reflejo correspondiente al estímulo inhibidor diferenciado, aplicado en segundo lugar, es muy frecuentemente desinhibido de un modo considerable. Cuando, por otra parte, un experimento comienza con la aplicación del estímulo positivo de dos diferenciados, el efecto del estímulo negativo, cuando se aplica al segundo lugar, se altera, aunque raramente, y entonces sólo de un modo débil. Los experimentos actuales del Dr. Prorokof fueron realizados como sigue: 144 sonidos de metrónomo por minuto sirvieron como estímulo condicionado alimenticio positivo, mientras que una frecuencia de 72 golpes de metrónomo por minuto, fueron diferenciados del anterior. El sonido de un timbre sirvió como otro estímulo más, alimenticio positivo. Cuando la campanilla fué aplicada primeramente en el experimento, y el estímulo inhibidor del metrónomo en segundo lugar, el reflejo al metrónomo fué desinhibido en ocho casos de 12, siendo el máximo de desinhibición 72 por 100. Cuando la frecuencia inhibidora del metrónomo fué aplicada después de actuar preliminarmente la frecuencia positiva, la desinhibición sólo fué obtenida en dos casos de 12, y nunca excedió de 20 por 100. Los dos modos de proceder fueron conducidos siempre alternativamente en diferentes experimentos, con el fin de evitar algún efecto de aumento en la estabilidad de la inhibición diferencial, que sigue a contrastes repetidos. El resultado

demuestra que alguna vez, en realidad, el efecto de la inducción negativa está más especialmente conexionado con el estímulo positivo, para el que ha sido establecido una diferenciación, ningún otro estímulo condicionado positivo, aun cuando pertenezca al mismo analizador, tiene efecto de inducción negativa sobre el estímulo inhibidor del par diferenciado.

Las dos formas de experimentación que acabamos de describir, no dejan duda de que, bajo ciertas condiciones, la generación de una excitación intensifica la inhibición ulterior.

El reconocimiento de la existencia actual de la inducción negativa, nos conduce, naturalmente, a inquirir si el efecto que ha sido previamente descrito bajo el nombre de inhibición interna, fué, en esencia, una forma de inducción negativa, en la que la excitación iniciada por el extraestímulo que llegaba a la corteza cerebral, inducía a un mayor o menor grado de inhibición de los puntos de la corteza de alrededor. La investigación es, sin embargo, algo dificultosa, teniendo en cuenta que es necesario determinar si la inhibicion externa es un fenómeno cortical o si tiene lugar enteramente en centros más bajos del cerebro, al ver que, en el caso de la inhibición externa, los centros de dos reflejos absolutos y diferentes son envueltos en el fenómeno. De lo que conocemos, con referencia a las funciones de las partes más bajas del sistema nervioso central, debemos suponer, indudablemente, que, en el caso de la inhibición externa de los reflejos condicionados, debe tener lugar una interacción de un carácter inhibidor entre los centros de dos reflejos absolutos. Debe averiguarse, sin embargo, si, en el caso de la inhibición externa, no existe también una interacción semejante entre diferentes puntos de la corteza, y aquí es donde la dificultad aparece. Un intento para ello fué hecho en los experimentos del Dr. Fourssikof, quien realizó los experimentos de la siguiente manera. Se establecieron dos reflejos condicionados, basados en diferentes reflejos absolutos, el uno alimenticio y el otro de defensa al estímulo de una corriente eléctrica sobre la piel.

El estímulo condicionado del reflejo de defensa fué aplicado, y pronto, como la reacción de defensa apareció, el estímulo de defensa condicionado fué reemplazado, por el estímulo alimenticio condicionado. En la mayoría de los casos, el reflejo alimenticio condicionado sufrió una inhibición en un grado mayor o menor. Teniendo en cuenta, sin embargo, que la reacción de defensa estuvo pre-

sente, se debe presumir que el centro absoluto para la reacción de defensa, estaba en un estado de excitación, y, por consiguiente, que la posibilidad de una interacción de los centros absolutos no fué eliminada en estos experimentos. Si bien los experimentos realizados en esta forma no llevaron a conclusiones definitivas, ellos dieron lugar a una observación que justificó la suposición de que, en algunos casos, debe existir una interacción en forma de una inducción negativa entre los puntos corticales correspondientes a dos reflejos condicionados. Se vió que, después del establecimiento del reflejo de defensa condicionado, el reflejo alimenticio condicionado más antiguo, cuando pertenecía a un analizador diferente, no sufría disminución en intensidad. Cuando el estímulo condicionado para los dos reflejos fué tomado del mismo analizador, el establecimiento del reflejo de defensa condicionado condujo a una disminución prolongada en la magnitud del reflejo alimenticio condicionado. Además, cuando ambos estímulos, el alimenticio y el de defensa, fueron relacionados en diferentes puntos del analizador cutáneo, se encontró que, después del establecimiento del reflejo de defensa condicionado, una disminución en la intensidad del reflejo alimenticio condicionado se encontró sólo, para aquellos puntos alimenticios más cercanos a aquel al que se habían dado propiedades de estímulo condicionado al reflejo de defensa, los reflejos para puntos alimenticios más remotos retenían su magnitud completa. Ahora, si la inhibición externa ha sido confinada a los centros de los reflejos absolutos, entonces tales relaciones no se hallarían en los analizadores corticales. Estas observaciones hacen muy probable que la inhibición externa pueda tener lugar como un fenómeno puramente cortical de la misma naturaleza que la inducción negativa, y que la inhibición externa pueda, por consiguiente, ser identificada con la inhibición interna. Debemos advertir que el punto más cercano asociado al reflejo alimenticio, no manifestó bajo estas circunstancias ningunas propiedades peculiares a los puntos de reacción de defensa, y ninguna reacción de defensa motora acompañó al reflejo alimenticio. Actualmente, se realizan experimentos para llevar más claridad a este punto.

No hay duda de que el fenómeno de la inducción mutua, descrito anteriormente, proporciona una base fisiológica para el grupo de fenómenos de contraste descritos en conexión con la fisiología de los órganos de los sentidos.

LECCIÓN 12

Combinación de los procesos nerviosos de irradiación y concentración con los fenómenos de inducción mutua.

LAS últimas tres lecciones fueron dedicadas al estudio de la irradiación de la excitación e inhibición en la corteza cerebral y su inducción mutua. La irradiación y concentración por una parte y la inducción por otra, fueron tratadas separadamente y como si ellas fuesen completamente independientes. Pero, en realidad, sin embargo, estos procesos se sobreponen y combinan el uno con el otro. Caso de existencia aislada aparente de irradiación y concentración de la excitación o de la inhibición, sin la presencia simultánea de la inducción, pueden ser considerados como excepcionales y pueden interpretarse como siendo una expresión de alguna fase determinada del desarrollo de estos procesos, o como peculiaridades individuales de la organización nerviosa del animal experimentado. Es probable también que, al menos en algunos casos, la interpretación de los experimentos sobre irradiación y concentración fuese simplificado artificialmente, teniendo en cuenta que al principio no se pensaba en la existencia de la inducción mutua. Además, en las fases iniciales de nuestra investigación el problema en su totalidad se presentó en tan caótica complejidad, que muchos de sus aspectos se dejaron ignorados intencionadamente. Nos desentendimos de muchos puntos, y para obviar algunas de las dificultades del problema, reemplazamos aquellos perros que, por una u otra razón eran inadecuados para nuestros estudios. La experiencia de varios años nos hace prestar atención a un hecho nuevo o a alguna particularidad observada en cualquier animal, convirtiéndose todo ello en un problema, para nosotros del mayor interés.

Las relaciones mutuas de irradiación y concentración de dos procesos nerviosos con su inducción mutua son fenómenos excesivamente complejos y su conocimiento completo no puede todavía ser alcanzado. Los datos recogidos sobre este sujeto no pueden ordenarse de un modo sistemático; pero, no obstante, existe bastante material para merecer nuestra consideración.

El caso más sencillo que nosotros daremos primeramente está tomado de los experimentos del Dr. KREPS, quien investigó el analizador táctil. Se establecieron reflejos condicionados positivos en dos lugares del muslo (1 y 2), otro sobre el abdomen (3), otro sobre el pecho (4) y otro sobre el brazuelo (5). Un lugar de la pata anterior del animal fué completamente diferenciado de los otros, y su estímulo actuó como estímulo inhibidor. Todos los estímulos positivos fueron igualados en cuanto a la magnitud de su efecto. Los experimentos actuales fueron conducidos de la siguiente manera:

PUNTOS	0″	5″	15″	30″	1′	2′	3′	5′
				TABLA I.				
1.°	150	—	—	57	68	70	71	100
2.°	125	—	—	48	70	64	75	98
3.°	125	—	—	59	75	84	77	100
4.°	131	—	—	58	60	75	75	100
5.°	126	—	—	56	64	89	86	100
Promedio	127	—	—	56	67	76	75	100
				TABLA II.				
1.°	158	125	92	55	71	100	85	100
2.°	141	117	92	55	71	100	—	—
3.°	127	—	97	65	98	112	105	98
4.°	145	125	100	77	88	95	81	—
5.°	127	—	90	80	100	105	106	110
Promedio	136	121	94	68	85	104	94	102

Al comienzo de cada experiencia se determinó la magnitud normal de la reacción secretoria para un estímulo positivo dado. Además, el efecto del mismo estímulo positivo fué investigado de nuevo, ya inmediatamente y ya a varios intervalos de tiempo, después de la terminación del estímulo inhibidor. Este proceso fué repetido con todos los demás estímulos positivos, y la totalidad de la

serie de experimentos duró un período aproximadamente de cinco meses. Los resultados son protocolizados en las anteriores tablas, en las que el reflejo condicionado positivo, para los diferentes lugares, son expresados en tantos por cientos de su valor normal determinado en cada experimento antes de la utilización del estímulo inhibidor.

La primera columna vertical indica el número de los lugares positivos de estimulación, mientras que la superior horizontal indica los intervalos de tiempo entre el final de la inhibición y el comienzo del estímulo positivo. La primera tabla representa el promedio de la cifra para el número total de experimentos durante el período total de investigación; la segunda tabla da los términos medio de cifras, sólo para el último mes de la investigación; el intervalo de cinco y quince segundos ha sido empleado sólo durante el último período.

Estos experimentos demuestran que cuando el estímulo positivo es aplicado inmediatamente después de la terminación del estímulo inhibidor, su efecto aumenta invariablemente; cuando es aplicado después de un intervalo de quince segundos, su efecto está por bajo de lo normal, y cuando se aplica más allá del final de los treinta segundos, su efecto es el mismo; sólo hacia el final del quinto minuto recobra su efecto normal (tabla I). Así, la aplicación del estímulo inhibidor es seguida en el primer lugar por un efecto de inducción positiva; éste es seguido por una irradiación de la inhibición que gradualmente desaparece; así que el efecto del estímulo positivo vuelve de nuevo a lo normal. Un reemplazo semejante de la inducción positiva por un post-efecto inhibidor se ha dado a conocer en los experimentos indicados en las lecciones anteriores, cuando fué descrito el fenómeno de la inducción positiva.

En cuanto a los experimentos descritos anteriormente, debemos hacer notar las siguientes particularidades: Mientras que la magnitud de la inducción positiva aumenta algo hacia el último período de la investigación (tabla II), el post-efecto inhibidor disminuyó en cuanto a su duración (en un intervalo de dos minutos) y en cuanto a la extensión de la irradiación (siendo más claro en aquellos dos lugares positivos más cercanos al inhibidor). El último fenómeno es una repetición de un hecho que ha sido ya discutido en las lecciones anteriores en conexión con el post-efecto de los diferentes tipos de inhibición interna.

En la lección dedicada al estudio de la irradiación de la inhibición prestamos atención a una observación hecha por el Dr. Kogan, en donde en uno de sus perros la extinción completa del estímulo condicionado táctil en un lugar fué siempre seguido inmediatamente por un aumento de la excitabilidad; esto es, inducción positiva en el lugar que fué más alejado de él. Este fenómeno ha sido estudiado en gran detalle por el Dr. Porkopaef en una serie de experimentos, en los que se investigó el resultado de un no refuerzo (esto es, el primer paso en la extinción) de un reflejo alimenticio táctil condicionado. En un perro se establecieron reflejos alimenticios condicionados al estímulo táctil en varios lugares de un lado del cuerpo, y situados a lo largo de una línea, comenzando en la pata delantera o extendiéndose a lo largo del tronco y acabando en la parte posterior de la pata trasera. Todos los lugares fueron igualados en cuanto a la magnitud del efecto condicionado positivo. Los experimentos comenzaron por el estímulo de algunos lugares definidos con el fin de determinar la magnitud normal del reflejo. El estímulo del mismo o de otro lugar (a una distancia de 1, 43 u 89 centímetros) fué aplicado de nuevo sin refuerzo, y entonces el lugar particular que había sido estimulado primeramente en el experimento fué investigado de nuevo a intervalos que oscilaban entre cuarenta y cinco segundos a doce minutos. El experimento se terminó investigando algunos de los lugares restantes, con el fin de confirmar el efecto positivo normal para el día dado. Se realizaron experimentos con intervalos de cuatro o cinco días, con el fin de asegurar un estado más o menos estacionario de la inhibición con respecto a su post-efecto. Sin embargo, esta esperanza no fué satisfecha, teniendo en cuenta que la inhibición se hizo más o menos centrada alrededor del punto cortical de su origen como en los experimentos precedentes, y por esto es necesario representar los resultados generales en forma de tres tablas para las tres series de experimentos consecutivos. En el perro sobre el que fueron realizados estos experimentos, la magnitud del efecto condicionado positivo fué tan constante, que fué posible utilizar cada experimento por separado en lugar de tomar el término medio de varios experimentos. En las tablas que siguen la magnitud de los reflejos está representada en tantos por ciento del efecto positivo normal para cada día. Los intervalos de cuarenta y cinco segundos, uno y tres minutos se dan sólo en la tercera tabla, teniendo en cuenta que sólo en este

período de los experimentos se suspendió la salida de saliva después de la administración del estímulo condicionado no reforzado en tiempo suficiente para permitir una determinación del post-efecto de la extinción en períodos más tempranos.

Intervalos de tiempo.	DISTANCIAS AL LUGAR SUJETO A LA EXTINCIÓN			
	0 centímetros.	1 centímetro.	43 centímetros.	89 centímetros.
		Tabla I		
4'	67 por 100	54 1/2 por 100	53 1/2 por 100	61 por 100
8'	85 »	80 »	65 »	52 1/2 »
12'	77 1/2 »	82 1/2 »	93 »	85 »
		Tabla II		
4'	85 »	88 1/2 »	94 »	100 »
8'	100 »	90 1/2 »	111 »	89 »
12'	96 1/2 »	100 »	100 »	118 »
		Tabla III		
0' 45". . . .	51 1/2 »	112 »	100 »	85 »
1'	100 »	117 »	112 »	71 »
5'	91 1/2 »	115 »	100 »	113 1/2 »
4'	100 »	100 »	100 »	100 »
8'	74 »	100 »	100 »	100 »
12'	100 »	100 »	100 »	100 »

Por estas tablas vemos que al comienzo del experimento (tabla I) la inhibición se extiende hasta el lugar más alejado y todavía era evidente doce minutos después de la extinción. Posteriormente (tabla II), la inhibición se limitó a la distancia de 43 cm., y después de cuatro minutos fué de menor intensidad que la inhibición que fué registrada en la tabla precedente a los doce minutos. Se puede observar, además, por el examen de la segunda tabla, que en el lugar alejado, y a largos intervalos, existe a veces un aumento en lugar de una disminución del efecto comparado con su magnitud normal. Finalmente, en la última fase (tabla III), el post-efecto inhibidor pudo observarse sólo en el lugar primitivamente extinguido y esto en períodos variables de tiempo, mientras que en los otros lugares, con la excepción durante el primer minuto del lugar más remoto, hubo, o un crecimiento sobre lo normal, o un retorno a la magnitud nor-

mal del efecto positivo. El efecto positivo aumentado fué debido más probablemente a la inducción positiva que pudo ser descubierta, primeramente en lugares más remotos del punto de partida de la inhibición, pero sólo después de un período considerable de tiempo después de la extinción.

Sin embargo, el efecto de la inhibición positiva se hace sentir gradualmente en los lugares más próximos al punto de partida de la inhibición, y aparece más pronto después de la extinción incipiente. En otras palabras, la inducción positiva, en lo que se refiere al tiempo y al espacio, se superpone y reemplaza al proceso inhibidor.

Los experimentos que acabamos de describir presentan algunos detalles interesantes. Primeramente, ellos demuestran la sensibilidad extrema de los elementos corticales; el efecto de un simple no refuerzo ejerciéndose sobre una amplia región de la corteza, deja una influencia profunda por un considerable tiempo (más de doce minutos). En segundo lugar, ellos proporcionan un ejemplo más de la extrema delicadeza y labilidad de los procesos fisiológicos de los hemisferios cerebrales. Una influencia relativamente pequeña, repetida a intervalos de cuatro a cinco días, origina un cambio profundo en el curso general de los acontecimientos (disminución rápida del post-efecto inhibidor).

Últimamente, puede fácilmente ser observado el estado de diferentes puntos corticales que manifiestan una ondulación definida rítmica con respecto al tiempo y a la distribución de la inhibición. Así, en la tercera tabla, el lugar primitivamente extinguido, estuvo alternativamente bajo la influencia de la inhibición y libre de ella durante doce minutos, y una oscilación semejante rítmica fué observada en el espacio, particularmente en la distribución de la excitación e inhibición en la corteza cerebral en un momento dado. Este hecho, que es de una importancia considerable, nos lo encontraremos frecuentemente en el curso de esta lección. Será considerado como el resultado natural de la mutua interacción de dos procesos nerviosos, opuestos de excitación e inhibición, justamente como las ondas de tercer grado de una curva de presión de la sangre, representando el resultado de las influencias de excitación y de depresión.

En algunos otros experimentos sobre el mismo perro, en los que la extinción no fué restringida a un simple no refuerzo, sino que fué llevada hasta el 0, se observó también una ondulación se-

mejante, pero sólo en el lugar más próximo al que sufría la extinción. Tales ondulaciones no fueron aparentes en lugares más remotos. Los resultados de estos experimentos se presentan en la siguiente tabla.

Post-efecto inhibidor de extinción al primer 0: magnitud del reflejo comprobado a diferentes intervalos de tiempo después del último efecto inhibidor (expresado en tantos por ciento de la respuesta normal).

DISTANCIA MÁS PRÓXIMA AL PUNTO EXTINGUIDO (1 cm.)

Pausas. .	0″	10″	30″	1′	3′	5′	8′	12′	15′	20′	25′	30′	40′
Inhibición	44	12	—	8	41	57	60	16	59	75	88	75	100

MAYOR DISTANCIA AL PUNTO EXTINGUIDO (89 cm.)

Pausas. .	0″	10″	30″	1′	3′	5′	8′	12′	15′	20′
Inhibición	66 1/2	29	32	40	50	—	75	70	71	100

Es posible que el nivel fijo del reflejo en el lugar más remoto que permanece inalterado por siete minutos, pueda ser considerado como expresión de una ondulación, especialmente teniendo en cuenta que corresponde al período de una onda de inhibición del lugar más próximo.

El Dr. ANDREF ha observado ondulaciones semejantes en otro perro. En estos experimentos se dispusieron cuatro aparatos para el estímulo táctil de la piel a lo largo de una de las extremidades posteriores del animal, desde la parte superior de la cadera a la parte más baja de la pata. Estos lugares fueron indicados de arriba a abajo con los números 0, 1, 2 y 3, y fueron espaciados a distancias iguales de 15 centímetros el uno del otro. El estímulo de los tres lugares inferiores sirvió como estímulo alimenticio condicionado positivo, mientras que el estímulo del lugar superior fué diferenciado de ellos, y actuaba, por consiguiente, como estímulo inhibidor. La diferenciación, sin embargo, en este perro no fué muy estable.

En el curso general de los experimentos, los intervalos entre los estímulos sucesivos fué siempre de siete minutos. Cada experimento comenzó con el estímulo condicionado de una campanilla o un metrónomo. Esto fué seguido por dos estímulos táctiles positivos, que fueron aplicados a cualquiera de los lugares activos, y que fueron seguidos por el estímulo cutáneo táctil positivo, que se

comprobó especialmente en el experimento dado. Todos estos estímulos fueron aplicados por intervalos de siete minutos. El aparato superior, que provocaba la inhibición, fué utilizado en seguida. Después de esto, y a diferentes intervalos, variando en los diferentes experimentos de cero a diez minutos, el estímulo táctil que precedió inmediatamente al estímulo inhibidor fué de nuevo aplicado, y el post-efecto inhibidor determinado.

La siguiente tabla representa los resultados de estos experimentos, la magnitud de los reflejos ha sido calculada en tantos por ciento del efecto positivo normal, para el que fué tomado, el valor medio de los tres reflejos cutáneos táctiles que precedieron al estímulo inhibidor. Cada cifra de la tabla es un término medio de tres observaciones.

Pausas		0″	15″	30″	60″	2′	3′	5′	6′	7′	8′	9′	10′
Magnitud del reflejo en tanto por 100 del valor normal . .	Lugar excitado.												
	Núm. 1.	110	77	90	58	82	62	40	105	93	95	95	100
	» 2.	83	62	86	40	—	75	27	89	60	—	—	70
	» 3.	68	24	20	0	25	65	40	50	—	55	—	100

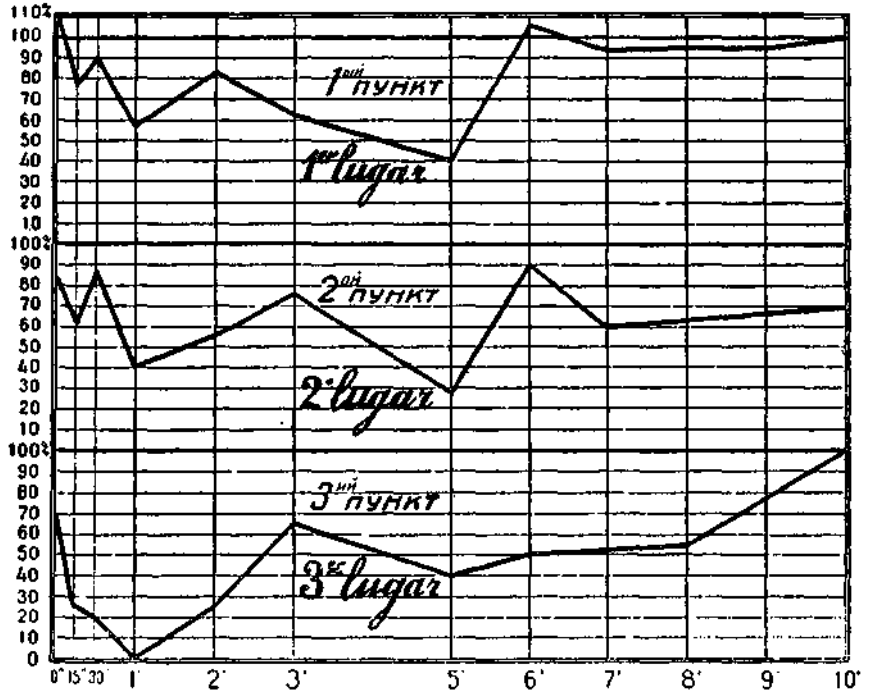
Las complejas relaciones que tiene lugar en estos experimentos, se pueden seguir más fácilmente por las curvas del gráfico de la página siguiente:

Es evidente que los efectos sobre los diferentes lugares positivos de la inhibición irradiada por el estímulo del lugar número 0, demostró más puntos de diferencia que de semejanza. El punto principal que ellos tuvieron de común fué el siguiente: el post-efecto inhibidor en los tres sitios, pronto o tarde recobró un máximun y después desapareció. Otro punto común fué que los tres lugares revelaron simultáneamente dos ondas de inhibición, estando el vértice de una a un intervalo de sesenta segundos después de la terminación del estímulo inhibidor, y el segundo vértice a un intervalo de cinco minutos.

Aquí terminaron los parecidos, todos los demás hechos presentaron diferencias considerables. En el lugar más próximo al inhibidor, hubo inmediatamente, a la terminación del estímulo inhibidor, un pequeño aumento de excitabilidad, esto es, un efecto de inducción positiva. En los dos lugares restantes, el post-efecto inhibidor se reveló inmediatamente. La segunda onda de inhibición en los lugares 1 y 2, fué más grande que al principio, pero en el lu-

gar 3, la segunda onda se expresó sólo muy débilmente, mientras que durante la primera onda la inhibición fué completa. Además, se observaron numerosas fluctuaciones secundarias en los lugares 1 y 2.

En el lugar 3, por otra parte, la única fluctuación fué una considerable debilitación de la inhibición durante la primera mitad del



cuarto minuto. Si esto no hubiese sucedido, el curso del post-efecto inhibidor hubiese sido tan regular como en los casos examinados anteriormente en la 9.ª y 10.ª lección. En el lugar 3, como ya se hizo notar anteriormente, el período de desarrollo de la extinción fué varias veces menor que en el período de su retroceso, mientras que en los lugares 1 y 2, el tiempo necesario para llegar al máximun de inhibición fué igual o algo menor que el tiempo requerido para la restauración completa de la excitabilidad normal. Últimamente, cuando se toma en conjunto el tanto por ciento de inhibición que se indica en las tablas, se ve que la inhibición ejerció su mayor

efecto en el lugar 3, un efecto algo menor en el 2 y todavía menos en el lugar número 1.

La interpretación más natural de estas relaciones complejas entre la excitación cortical y la irradiación de la inhibición, es que el aumento inducido de la excitabilidad produce el mayor efecto en el punto más cercano primitivamente inhibido; por estas razones, el carácter ondulatorio de la pugna entre los dos procesos opuestos se vió más claramente en las proximidades de esta área cutánea. Que el proceso excitador fundamental fué actualmente mayor en este lugar, resulta claro teniendo en cuenta el resultado definitivo de la inducción positiva que se observó inmediatamente a la terminación del estímulo inhibidor en este punto solamente.

En lugares más remotos la inhibición se mostró en forma prácticamente no perturbada, primero, aun aumentando gradualmente en intensidad, y después, sufriendo un debilitamiento prolongado, hasta que el efecto normal positivo fué restaurado. Se debe hacer notar, sin embargo, que las cifras aisladas de las cuales se tomaron las cifras medias referentes al punto más próximo, se diferencian entre sí mucho más que las que se refieren al punto medio, y más todavía de las del punto más alejado. Es posible que las diferencias menores entre las curvas para los lugares diferentes, puedan ser atribuídas a esto, por lo menos hasta un cierto punto. Por otra parte, es posible, que la inconstancia en la cifra aislada fuese por sí mismo una expresión verdadera de las fluctuaciones mayores de la excitabilidad en el lugar más cercano en comparación con el más alejado.

Los experimentos siguientes del Dr. Podkopaef, que fueron realizados en otro perro diferente, dan una idea clara de la gran complejidad de las relaciones en cuestión. Los aparatos para el estímulo táctil de la piel fueron distribuídos en orden lineal a lo largo de un lado del cuerpo del perro de la manera que sigue: Número 0, sobre la parte anterior de la pata; número 1, en la paletilla; número 2, en el pecho; número 3, en el abdomen; número 4, en la cadera. Se estableció por estímulo del número 0, un reflejo alimenticio condicionado positivo; los lugares restantes, números 1, 2, 3 y 4 se les hizo adquirir efectos inhibidores e iguales en su acción.

Inmediatamente después de la aplicación de algunos de los estímulos inhibidores, se investigó el lugar que producía un reflejo positivo, su efecto normal había sido previamente determinado al

comienzo del experimento. Los experimentos para determinar el efecto de cada lugar inhibidor, sobre el positivo, fueron realizados sin orden preconcebido en la elección, tomándose primero uno y después otro. Los resultados no pudieron, sin embargo, ser atribuídos a ningún cambio regular en las condiciones experimentales durante el curso de los experimentos.

El cuadro siguiente contiene los datos para cada tres experimentos separados, con cada estímulo inhibidor junto con las cifras medias. El efecto del estímulo positivo está expresado en tantos por ciento de su magnitud normal. Debe recordarse que el efecto positivo del lugar número 0, fué, en todos los casos, comprobado inmediatamente después de aplicar uno u otro de los estímulos inhibidores.

Efecto secretor del lugar o cuando fué investigado inmediatamente después de la excitación de uno u otro de los lugares inhibidores (Núms. 1-4).

Después de la acción del instrumento núm. 1	135 por 100 128 » 125 »	Promedio 129 ½ por 100.
Después de la acción del instrumento núm. 2	127 » 58 » 100 »	Promedio 95 por 100.
Después de la acción del instrumento núm. 3	100 » 100 » 100 »	Promedio 100 por 100.
Después de la acción del instrumento núm. 4	140 » 158 » 127 »	Promedio 142 por 100.

El examen de esta tabla demuestra claramente que la intensidad de la excitación del lugar positivo varía considerablemente, dependiendo esto de la acción del lugar en donde el estímulo inhibidor fué previamente aplicado. Cuando se estimuló previamente el lugar más remoto o el más próximo, se observó un efecto definido de inducción positiva; la actividad secretoria aumentó considerablemente en comparación con lo normal, el período latente fué más corto y la reacción motora alimenticia aumentó en intensidad. Además, el efecto de la inducción positiva resultante del estímulo del lugar más remoto, fué algo mayor que el resultante del estímulo del más cercano. Ninguna influencia se observó al estimular el

lugar número 3, y el efecto de la estimulación del lugar número 2 no demostró ninguna regularidad, siendo en unas investigaciones inhibidor, y en otras dando lugar a una inducción positiva, y, por último, en otros experimentos no demostró ningún efecto. La semejanza entre las cifras de las tres determinaciones separadas en estos experimentos (excluyendo las del lugar número 2) fué tan grande, que no hay fundamento para dudar de la exactitud de las cifras medias y las cifras relativas al lugar número 3, pueden ser tomadas, por consiguiente, como una prueba de la existencia de una zona intermedia, en la que no hubo ni post-efecto inhibidor ni inducción.

Nosotros debemos ahora considerar que este experimento nos enseña algo sobre la actividad funcional íntima de la corteza cerebral. Si todos suponemos que la ordenada disposición de los lugares sobre la piel, corresponde a otra ordenación semejante de puntos de proyección en la corteza, el resultado obtenido más arriba sería una prueba evidente de una distribución ondulatoria de la excitabilidad cortical. Desde este punto de vista, el área cortical, sobre la que se extiende un proceso nervioso, debe ser considerada como una alternativa de regiones con excitabilidad aumentada y disminuída, y en las que ya predomina el proceso excitador o ya el inhibidor. Estos experimentos no pueden, sin embargo, ser considerados de otra manera que como una idea sugestiva, y la totalidad de la hipótesis de una progresión ondulante de la excitación y de la inhibición, no puede ser aceptada sin una prueba experimental más directa, especialmente teniendo en cuenta que ella recoge una serie de hechos de la mayor importancia y complejidad.

Los datos que hemos expuesto en esta lección tienden a demostrar que los cambios en la excitabilidad de los diferentes puntos de la corteza, originados por los estímulos externos, y especialmente aquellos de carácter inhibitorio, se llevan a cabo de una manera ondulante, tanto en lo que se refiere al tiempo para un lugar determinado, como por lo que se refiere al espacio para puntos diferentes de la corteza. No hay nada sorprendente en este fenómeno, considerando que la extensión del proceso nervioso, por una parte, y su inducción mutua, por otra, son hechos establecidos. Sin embargo, surgen dificultades considerables, cuando se trata de establecer la regla general que rige las mutuas relaciones entre esos dos procesos. Actualmente, estamos frente a una serie de hechos

imprecisos que no explican cómo, en algunos casos, estas ondulaciones son evidentes y en otros no, y por qué, en algunos casos, la extensión de la inhibición es precedida por una inducción positiva, y por qué en otros esta última no es aparente. Pero los experimentos, sin embargo, indican que esta variabilidad es determinada por la cooperación de tres factores. Estos son: 1.°, las peculiaridades funcionales del sistema nervioso central de los animales empleados en la experimentación; 2.°, las diferentes fases de establecimientos de las nuevas conexiones en la corteza, bajo la influencia de los estímulos externos, y 3.°, la forma en que tales conexiones son establecidas, teniendo en cuenta, por ejemplo, que los diferentes tipos de inducción interna conocidos, difieren considerablemente en cuanto a su intensidad y estabilidad. Uno de los problemas más importantes en el futuro análisis completo de las relaciones en cuestión, deberá ser la determinación exacta de la parte en que intervienen cada uno de estos factores en la actividad cortical en un momento determinado, tomando en consideración las intensidades relativas de los procesos nerviosos conexos. Actualmente, es posible tratar este problema con gran aproximación. Esto es revelado más claramente en los experimentos que han sido realizados recientemente y que están todavía en curso. En las últimas cuatro lecciones se ha visto que la inhibición producida por un estímulo aplicado a un cierto punto, se extiende sobre el analizador, ya inmediatamente a la terminación del estímulo inhibidor, o ya después de un corto período preliminar de inducción positiva. Con el fin de determinar lo que sucede durante la aplicación actual del estímulo inhibidor, se han llevado a cabo una serie especial de experimentos. En estos experimentos se investigaron otros puntos del mismo o de otros analizadores, no a la terminación del estímulo inhibidor, lo que se había hecho hasta ahora, sino mientras el estímulo inhibidor estaba todavía en curso, esto es, el estímulo positivo fué investigado, por decirlo así, sobre la base del estímulo inhibidor. Estas investigaciones fueron realizadas en cuatro perros diferentes por el Dr. Podkopaef.

Consideremos, primeramente, los experimentos de inhibición extintiva. El perro empleado fué el mismo que sirvió para los experimentos sobre la irradiación de la inhibición, después de un no refuerzo simple del estímulo condicionado y después de la extinción a 0. En los experimentos presentes, la extinción del reflejo condi-

cionado al estímulo táctil de un lugar definido de la piel, fué llevado hasta el 0. El grado de inhibición fué comprobado en dos lugares: uno, a una distancia de un centímetro, y el otro, a una distancia de 89 cm. El estímulo positivo fué aplicado en cada lugar a treinta segundos de acción del estímulo inhibidor, y el estímulo combinado fué continuado ahora durante treinta segundos más. El estímulo del lugar más cercano, cuando se aplicó sobre la base del estímulo inhibidor, dió 84 y medio por 100 de efecto secretorio, mientras que en el lugar más distante dió 88 por 100. En otras palabras, el efecto fué prácticamente el mismo en ambos lugares. Queremos recordar que, cuando los mismos lugares son estimulados inmediatamente después de la terminación del estímulo inhibidor, el punto más cercano dió 44 por 100, y el punto más lejano 66 y medio por 100. Con el fin de apreciar estos resultados de un modo más completo, debemos hacer notar que, en el caso de la estimulación simultánea de los lugares inhibidor y de cada uno de los positivos, el período latente de reflejos fué considerablemente reducido, y la reacción motora alimenticia expresaba de un modo más neto que de corriente. Estos hechos son la prueba incontrovertible de la inducción positiva en todos los puntos del analizador, excepto en el extinguido especialmente. El efecto secretor, algo disminuído, de los otros lugares, debe ser interpretado, indudablemente, como el resultado de la suma algebraica de su efecto con el efecto del lugar extinguido.

En una modificación de estos experimentos se reveló otro hecho de interés especial. La extinción al 0, producida en un lugar determinado de la piel, fué obtenida por repetición del estímulo condicionado, sin refuerzo, a intervalos de dos minutos, y el proceso de extinción fué continuado hasta el tercer 0. Al tercer 0 se superpuso la estimulación de otro lugar de la piel al estímulo del lugar inhibidor. El efecto reflejo obtenido de la estimulación combinada, fué, en la mayoría de los casos, igual al efecto corriente del estímulo positivo, tomado aisladamente. De aquí se deduce que una intensificación de la inhibición disminuyó todavía más el efecto inhibidor sobre el área de alrededor, durante el tiempo que duró el estímulo inhibidor (inducción acrecentada).

Otro punto resalta claramente en estos experimentos. Como se demostró anteriormente, los reflejos de dos lugares positivos en este perro, sufrieron un 50 por 100 de inhibición dos minutos des-

pués de la extinción de otro lugar al primer 0. Pero cuando la acción de uno u otro de dos lugares positivos fué sobrepuesta a la acción del estímulo inhibidor o a su tercer 0, entonces, dos minutos después del 0 precedente no hubo post-efecto inhibidor de la extinción precedente. Debemos concluir, por consiguiente, que, durante la aplicación repetida del estímulo inhibidor, la inhibición se concentra en el punto en que el estímulo inhibidor fué aplicado. La irradiación del post-efecto inhibidor ha de ser considerada, no durante, sino enteramente o principalmente después de la terminación del estímulo inhibidor, mientras que, durante su acción, el área de alrededor de la corteza está, con toda evidencia, sometida a la inhibición positiva.

Resultados semejantes fueron obtenidos por el Dr. Podkopaef en otro perro, en el que los reflejos alimenticios, condicionados positivos, fueron establecidos a un tono definitivo del metrónomo, que sonaba a la razón de 120 veces por minuto; se estableció un reflejo inhibidor basado en un estímulo de 60 sonidos por minuto del metrónomo. El tono que se superpuso al estímulo inhibidor del metrónomo, dió al noveno experimento una pequeñísima huella de inhibición, un efecto normal cuatro veces y un efecto mayor que el normal otras cuatro veces. En otros experimentos sobre el mismo problema se emplearon dos perros más. En uno de estos experimentos (Dr. Bolovina) los reflejos positivos fueron establecidos a un tono definido de un silbato y a un estímulo táctil. También se establecieron tres reflejos inhibidores, todos basados en la diferenciación de un definido número de sonidos del metrónomo, otro a un estímulo táctil y un tercero a la luz de unas lámparas eléctricas. Cuando todos estos reflejos fueron bien establecidos, se realizaron experimentos en los que cada uno de los estímulos positivos en turno fué aplicado sobre la base de uno de los estímulos inhibidores. Todas las investigaciones dieron resultados uniformes. Un estímulo positivo combinado de esta manera, dió una secreción normal o algo aumentada, y el período latente fué, en muchos casos, reducido. En el segundo perro (experimento del Dr. Pavlov) los reflejos condicionados positivos fueron establecidos al sonido de un silbato, al sonido de glú glú y a un estímulo táctil. Se estableció también un estímulo inhibidor de diferenciación a un número determinado de sonidos del metrónomo. En estos experimentos, cada estímulo positivo fué aplicado varias veces con el estímulo inhibidor. Los

resultados fueron algo diferentes de los obtenidos en el primer perro. Aun cuando el período latente fué reducido en estos casos, el efecto positivo del estímulo combinado fué casi constantemente, y algunas veces considerablemente menor, que el obtenido con el estímulo positivo empleado aisladamente. En el segundo perro, la concentración de la inhibición no fué perfecta.

Debemos considerar que estos dos perros poseían sistema nervioso funcionalmente diferente. Mientras que en el primer perro la diferenciación fué, en general, muy estable y permaneció no afectada por la estimulación combinada, en el segundo perro, la diferenciación fué frecuentemente completa e invariablemente más alterada, después de los experimentos de superposición.

La serie de experimentos descritos en esta lección, demuestran claramente, de una parte, que la inducción positiva que surge como resultado de un estímulo inhibidor, aplicado a un lugar definido limita la irradiación del proceso inhibidor, y que, por otra parte, la mutua acción entre la excitación y la inhibición es determinada ya por las fases de establecimiento de nuevas relaciones en la corteza (experimento del Dr. Podkopaef) o por el tipo de sistema nervioso en los diferentes animales (experimento de los doctores Golovina y Pavlov).

LECCIÓN 13

La corteza como mosaico de funciones: a) Ejemplos del carácter de mosaico de la corteza cerebral y del modo cómo este carácter es adquirido. - b) Variabilidad de las propiedades fisiológicas de los diferentes puntos de la corteza cerebral en algunos casos y estabilidad en otros. - La corteza como una unidad compleja dinámica.

De todo lo que antecede se deduce, como cosa evidente, que por intermedio de la corteza cerebral un gran número de cambios del medio externo establecen reflejos condicionados, ya positivos o ya negativos, y determinan de esta manera las diferentes actividades efectoras del organismo animal en su vida corriente. Todos estos reflejos condicionados deben tener una definida representación en la corteza cerebral en uno u otro grupo definido de células. Un grupo determinado de células debe estar relacionado con una actividad también definida del organismo, otro grupo con otra actividad: un grupo determinará una actividad positiva, otro grupo podrá inhibir una actividad. La corteza cerebral puede, según esto, ser representada como un rico mosaico de una extrema complejidad, una especie de *cuadro de distribución*. Pero, no obstante esta extrema complejidad, existe siempre un amplio espacio reservado para el desarrollo de nuevas conexiones. Además, puntos que ya están destinados a una actividad condicionada definida, cambian frecuentemente su papel fisiológico y se relacionan con alguna otra actividad del animal.

La idea de la corteza cerebral como mosaico de funciones está indicada, ya tanto desde el punto de vista anatómico como fisiológico. La complejidad estructural de los receptores específicos de los órganos de los sentidos, la rica complejidad de la estructura

celular de la corteza y la complejidad de su función corresponde enteramente a la idea del carácter de mosaico del sistema nervioso central. La localización, aunque algo rudimentaria, establecida en estos últimos años por la fisiología experimental, no está menos de acuerdo con esta concepción. La resolución definitiva de muchos problemas delicados envueltos en esta concepción es, sin embargo, un asunto de la mayor complejidad y dificultad, pero hasta el presente ha sido posible tan sólo hacer algunos intentos hacia un estudio experimental de los aspectos más simples del problema, y precisamente estos aspectos demandan la mayor habilidad por parte del operador.

La existencia de una localización de funciones en la corteza cerebral está en algunos casos suficientemente probada sólo por la noción de la estructura, pues definidos elementos receptores, se ha demostrado que están en conexión con células corticales definidas. El estudio de los reflejos condicionados ha demostrado, sin embargo, que un reflejo condicionado aparece al principio en una forma generalizada; esto es, que la excitación irradia desde el punto de iniciación para abarcar también células pertenecientes a otros elementos receptores más allá del límite del área de la corteza primitivamente relacionada con el receptor estimulado. El problema se hace todavía más complicado cuando nosotros tomamos en cuenta también la concentración subsiguiente de la excitación sobre sus puntos de iniciación.

Dos problemas diferentes se presentan por sí mismos a nuestra consideración. En primer lugar, la cuestión de cómo se realiza la demarcación funcional de dos puntos corticales positivos, cada uno conexionados con diferentes reflejos absolutos; en segundo lugar, el problema del mecanismo de la demarcación funcional de puntos vecinos corticales, positivos y negativos, pertenecientes al mismo reflejo absoluto. El estudio de la localización anatómica de las funciones no puede resolver este problema. La investigación de la primera cuestión está en curso actualmente y, por consiguiente, no puede ser todavía discutida; nuestras investigaciones y nuestra discusión se limitarán al segundo problema, desde luego el más simple.

Comenzaremos con uno de los casos más sencillos. Se estableció en un perro un reflejo alimenticio condicionado positivo al estímulo táctil de la piel del brazuelo derecho y un reflejo condicionado negativo a un estímulo semejante de la piel de la cadera dere-

cha. Después que estos reflejos hubieron sido bien establecidos, se intentó investigar el efecto de un estímulo táctil de otros lugares de la piel. Los diferentes sitios de estimulación fueron: 1.°, la pata anterior, 17 cm. por debajo del punto positivo del brazuelo; 2.°, el costado del animal, a 12 cm. por detrás del lugar positivo del brazuelo; 3.°, el costado del animal, a 15 cm. por delante del lugar negativo de la cadera; 4.° y la pata posterior, 18 cm. por debajo del lugar negativo de la cadera. La secreción salival fué medida durante treinta segundos de estímulo aislado de cada uno de los lugares citados. El resultado queda resumido en la siguiente tabla:

Excitación condicionada de la piel durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
En la pata delantera.	6
En el brazuelo	8
En el costado, cerca del brazuelo	7
En el costado, cerca de la cadera.	3
En la cadera	0
En la pata trasera.	0

Resultados semejantes fueron obtenidos en otros dos perros (experimentos del Dr. Foursikof).

Se puede ver que, bajo la influencia de dos estímulos externos definidos que afectaron al animal bajo condiciones opuestas (uno reforzado por el reflejo absoluto y el otro que permanece sin refuerzo), dos puntos perfectamente definidos y separados en el analizador cutáneo se manifestaron: el uno con propiedades excitadoras y el otro como inhibidor. Alrededor de cada uno de estos puntos se estableció una región de influencia positiva o negativa, extendiéndose cada una de ellas hacia las otras, aunque manteniendo sus propiedades distintivas. La poca intensidad del reflejo positivo al estimular el lugar del costado del animal más cercano a la cadera y la ausencia del reflejo positivo al estimular la pata posterior indican el predominio de propiedades inhibitorias en estos puntos respectivos. En ausencia de un núcleo de inhibición, el efecto positivo, debido a la generalización inicial, se habría extendido por la totalidad del analizador, de tal manera, que el decrecimiento del reflejo positivo al aumentar la distancia al punto de su desenvolvimiento inicial, habría sido gradual, como ya fué demostrado en la lección 10.

Los experimentos descritos en esta lección demuestran que el estímulo externo que provoca los procesos antagónicos proporciona el primer método para demostrar el carácter funcional de mosaico de la corteza cerebral. Muchos otros ejemplos de esto pueden hallarse en la lección que trata de la función analizadora de la corteza cerebral.

Otros experimentos más complicados fueron realizados sobre otros tres perros. En dos de estos perros (experimentos del doctor Siriatsky) se utilizaron como estímulos condicionados, diferentes tonos, y en el tercer perro (experimentos del Dr. Koupalof) se utilizó un estímulo táctil de diferentes áreas de la piel como estímulo condicionado, siendo alternativamente estas áreas positivas y negativas. El objeto de los experimentos fué determinar el modo de desarrollo del carácter de mosaico, la estabilidad y delicadeza de sus reglas, la interacción de sus diferentes puntos, el efecto de la estimulación de los espacios intermedios entre los lugares positivos y negativos y el efecto del desarrollo de tal mosaico funcional sobre el estado general del animal. Algunos de los resultados de estos experimentos se darán en seguida, otros serán descritos en lecciones próximas, si bien debemos decir, que las investigaciones se continuarán todavía. En un perro, todos los tonos C de cinco octavas vecinas de un órgano (64-1024 vibraciones por segundo) fueron utilizados como estímulos condicionados alimenticios positivos, mientras que los tonos F (85 $^1/_8$-1365 $^1/_8$ vibraciones por minuto) fueron utilizadas como estímulos condicionados inhibidores.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
11 h 32'	*Do* 5.	9
44'	*Do* 5.	9 $^1/_2$
55'	*Fa* 1.	0
12 » 01'	*Do* 1.	10
13'	*Do* 5.	10 $^1/_2$
22'	*Fa* 4.	0
34'	*Do* 1.	9 $^1/_2$
47'	*Fa* 5.	0
59'	*Do* 1.	9

En el segundo perro, tonos diferentes *f* (170 $^2/_8$ vibraciones por minuto) a *f* (360 vibraciones por minuto) fueron utilizadas en orden

alternativo como estímulos condicionados positivos y negativos; *e'* (335 vibraciones) se le dieron propiedades de estímulo excitador; *e'* (320 vibraciones), propiedades de estímulo inhibidor; *c'* (256), propiedades de estímulo excitador, *a* (213 1/8 vibraciones) propiedades inhibidoras; *g* (192 vibraciones), excitador, y *f* (170 3/8 vibraciones), inhibidor. Los tonos son enumerados en orden descendente. Como se puede ver, los intervalos entre los tonos positivos y negativos respectivos fueron en este perro irregulares y más pequeños que en el primer perro. El estado final de desarrollo del reflejo queda demostrado en el siguiente experimento:

TIEMPO	Estímulo condicionado aplicado durante 30 segundos.	Secreción salival en gotas durante 30 segundos.
2 h 02'	*Sol*	10
09'	*Fa* sostenido	8
16' 30''	*Mi*	0
24'	*Do*	7 1/2
34'	*La*	0
43'	*Sol*	7
51'	*Fa*	0
56' 30''	*Sol*	6

En el tercer perro el reflejo condicionado alimenticio fué táctil. Los aparatos utilizados para la estimulación fueron siempre colocados en posición idéntica a lo largo de una línea, extendiéndose por el costado izquierdo desde la pata izquierda hasta el antebrazo iz-

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
12 h 10'	Núm. 7	9
18'	» 5	10 1/2
30'	» 4	1/2
34'	» 5	4
43'	» 7	6
49'	» 5	6 1/2
59'	» 6	0
1 » 03'	» 7	6
08'	» 7	5 1/2
16'	» 2	1/2

quierdo. Los puntos de estimulación estaban colocados a distancia de 12 cm., contados a partir del centro del instrumento. Los lugares estimulados estaban numerados: desde el 1, la pata izquierda posterior; hasta el 9, la pata izquierda anterior. A la estimulación de los lugares impares se les dió propiedades positivas, y negativas, a los pares.

El cuadro anterior es un experimento típico.

El desarrollo del mosaico funcional de la corteza presentaba, al comienzo, alguna dificultad; pero con la continuación de los experimentos crecía de un modo fácil y progresivo. Los reflejos se desarrollaron, no simultáneamente, sino sucesivamente. Uno de los puntos más interesantes fué el desarrollo espontáneo de algunos nuevos reflejos, en el primer y tercer perro y debemos hacer notar que las nuevas propiedades condicionadas en estos casos se desenvolvieron en la región de los procesos nerviosos antagónicos.

En el caso del primer perro, el reflejo condicionado positivo al *c''* fué de larga duración. En un experimento este tono *c''* provocó una secreción de ocho gotas durante treinta segundos, mientras que, por el contrario, *f''* fracasó en su primera aplicación. Esto nos inclinó a considerar *f''* como inhibitoria para el comienzo, y la verdad de tal suposición fué probada definitivamente en un experimento al día siguiente, en el que *f''* fué utilizado como el estímulo primero, y no sólo permaneció sin efecto positivo alguno, sino que también dejó tras de sí un post-efecto inhibitorio considerable, así que el reflejo positivo que seguía al estímulo *c''* disminuyó considerablemente. Es claro, por consiguiente, que *f''* alcanzó sus propiedades inhibitorias espontáneamente, sin requerir ningún contraste, pero todo ello debido a su situación en las proximidades del punto cortical positivo, correspondiente a *c''*. El mismo fenómeno se repitió con *c'''*, que, cuando se comprobó por primera vez, dió un efecto positivo en virtud de sus proximidades al negativo *f''*.

En el tercer perro, con reflejos condicionados táctiles, los lugares 1 y 9 desenvolvieron por completo su efecto positivo espontáneamente, sin ningún refuerzo previo, pero más probablemente en virtud de estar dentro de la esfera de influencia de los lugares negativos, previamente establecidos 2 y 8.

Estos hechos pueden ser claramente interpretados como debidos a la inducción mutua iniciada en puntos preexistentes de excitación e inhibición en acción alternativa regular. Estos experimentos

demuestran que una actividad rítmica se hace con más facilidad que una arrítmica. Los experimentos sobre los tres perros nos demostraron que, en el caso de una alternancia regular de los estímulos positivos e inhibitorios, todos los reflejos fueron muy precisos. En algunos casos tal alternancia regular conduce a una localización funcional más o menos precisa de puntos corticales positivos y negativos. Esto puede ser más claramente demostrado en los casos en que, al comienzo del experimento, el efecto de los diferentes puntos fué defectuoso en precisión. Los siguientes resultados fueron obtenidos con el perro en que el estímulo táctil fué empleado alternativamente como estímulo condicionado excitador e inhibidor. El experimento fué realizado antes de que el estímulo negativo llegase a estar completamente establecido.

TIEMPO	Excitacion condicionada aplicada en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
1 h 03'	Núm. 1.	17 1/2
12'	» 2. (Negativo)	8
19'	» 3.	14
26'	» 4. (Negativo)	4
34'	» 5.	10
44'	» 6. (Negativo)	1/2
55'	» 7.	7 1/2
2 » 07'	» 8. (Negativo)	0
25'	» 9.	6

El ejemplo siguiente es el de un experimento sobre el primer perro, realizado cuando aún los reflejos no eran completamente regulares.

El experimento que el cuadro de la página 232 indica la extinción mutua de los procesos nerviosos antagónicos de excitación e inhibición deben ser considerados como el segundo factor que contribuye al desarrollo de la función de mosaico en la corteza cerebral.

Los mismos perros fueron utilizados para determinar la extensión de los procesos de excitación e inhibición alrededor de los puntos respectivos de estímulo y para determinar también, si existía algún territorio neutral interpuesto con el mosaico de excitación e inhibición. Para este fin, en los perros, en los que se estableció un

TIEMPO	Excitación condicionada aplicada en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
10 h 50'.	*Do* 2	5
59'.	*Do* 2.	7
11 » 16'. . . .	*Do* 3.	3
26'.	*Do* 3.	7
38'.	*Do* 4.	5
50'.	*Do* 4.	2
12 » 01'.	*Do* 2.	4
EL MISMO PERRO AL CABO DE TRES DÍAS.		
11 h 50'.	*Do* 2.	7
59'.	*Fa* 1.	0
12 » 12'.	*Do* 3.	6
20'.	*Fa* 2.	0
31'.	*Do* 4.	6
42'.	*Fa* 3.	0
58'.	*Do* 2.	6

mosaico de tonos, se utilizaron otros tonos intermedios, entre los que habían dado un efecto positivo o negativo, observándose el efecto positivo producido por esos tonos intermedios. Un efecto positivo, en forma de secreción salival, fué la prueba directa de que el tono tenía propiedades excitadoras definidas. En ausencia de efecto secretorio, por el contrario, no había indicación especial para saber si el tono tuvo propiedades condicionadas inhibitorias o meramente neutrales, realizándose experimentos especiales para probar si tales tonos tenían un post-efecto inhibidor o tenían algún efecto de inducción positiva. En los siguientes experimentos, entre el tono positivo de 256 vibraciones y el negativo de 320, se tomaron tres tonos de 266 $^{2}/_{8}$, 288 y 303 $^{2}/_{5}$, respectivamente.

Los experimentos siguientes demuestran que los tonos intermedios entre el positivo *c'* y el negativo *e'*, particularmente el tono *d'*, y el semitono *c'* y el *e'* toman una significación diferente. El semitono *c'* produce un efecto positivo definido, aun cuando comparativamente pequeño; esto es, él pertenece todavía a la región excitadora de *c'*; por otra parte, el tono *d'* y el semitono *e'* fueron iguales en su efecto a primera vista, puesto que ambos dieron una secreción 0. Sólo por una comprobación de su post efecto inhibidor pudo ser revelada una diferencia entre estos dos tonos. El estímulo con-

dicionado táctil, cuando se aplicó dos minutos después del empleo del semitono *e'*, disminuyó en su efecto un 50 por 100; esto es, estuvo bajo la influencia del post-efecto inhibidor. Cuando se investigó bajo las mismas condiciones el tono *d'*, el estímulo táctil dió un efecto completo positivo. El semitono *e'*, por consiguiente, pertenecía, sin duda alguna, a la región inhibidora *e'*; el tono *d'*, sin embargo, o fué enteramente neutral, o bien dió lugar a propiedades inhibitorias mucho más débiles, alternativa que sólo puede ser establecida de un modo definitivo por experimentos más delicados. La cuestión total de la existencia posible de puntos neutrales en la corteza será sometida a una investigación ulterior.

TIEMPO	Excitación condicionada aplicada en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
	Experimento del 9 de Octubre de 1925.	
1 h 22′	*Do - c'*	10
50′	*Mi - e'*	0
40′	*Do - c'*	7
50′	*Re - d'*	0
52′ 30″	Excitación mecánica de la piel	4
	Experimento del 14 de Octubre de 1925.	
12 h 50′	*g - Sol*	10
56′	*f - Fa*	9
1 » 07′	*e' - Mi*	0
15′	*c' - Do*	10
25′	*c' - Do* sostenido	5
	Experimento del 20 de Octubre de 1925.	
2 h 14′	Excitación mecánica de la piel	4
20′	*f' - Fa* sostenido	15
33′	*e' - Mi*	0
40′	*c' - Do*	10
48′	*e' - Mi* bemol	0
50′ 30″	Excitación mecánica de la piel	2

Ya se dijo en la primera lección, y de nuevo al comienzo de la presente, que siempre podemos hacer adiciones en el modelo del mosaico funcional, tanto en lo que se refiere a su extensión como a su complejidad. Además, está sujeto también a frecuentes re-

construcciones, y el mismo punto cambia su significación fisiológica y se conecta sucesivamente con diferentes actividades fisiológicas del organismo. En lo que se refiere a este asunto, se realizaron una serie de experimentos por el Dr. FRIEDMANN.

Un mismo agente sirvió al principio como estímulo condicionado alimenticio y más tarde fué transformado en un estímulo condicionado para un ácido, e inversamente; un antiguo estímulo condicionado a un ácido fué transformado en un estímulo alimenticio. Dos perros fueron utilizados para los experimentos en la primera serie de transformaciones, y el tercer perro para la segunda serie. La transformación del estímulo condicionado fué efectuada por la sustitución de un reflejo absoluto por el otro. He aquí el resultado.

El estímulo condicionado por transición de un reflejo absoluto a otro, pierde muy prontamente, incluso en el transcurso de un mismo período su efecto secretorio, y da una serie de ceros durante un período más o menos largo de tiempo; sólo después de muchas repeticiones con el nuevo estímulo absoluto, recobra de nuevo sus propiedades excitadoras y éstas pertenecen ahora a un reflejo condicionado, basado sobre el nuevo absoluto, como se demuestra por el cambio definido en la composición de la saliva segregada por la glándula submaxilar y por el carácter de la reacción motora.

El reemplazo completo de un reflejo condicionado por otro, requiere, aproximadamente, 30 refuerzos para el nuevo estímulo absoluto. Después de repetir un considerable número de veces el reflejo condicionado al ácido, el estímulo condicionado fué transformado de nuevo en un estímulo alimenticio, y la transformación tuvo lugar rápidamente y sólo unos pocos refuerzos fueron necesarios para ello. Esto indica que la original conexión alimenticia fué todavía preservada a despecho del establecimiento de una nueva conexión con el reflejo al ácido.

Sin embargo, el mayor interés de los experimentos del doctor FRIEDMANN estriba en la investigación de si una diferenciación que ha sido establecida para el estímulo condicionado a un reflejo, puede ser preservada después de su transformación. Daremos la descripción detallada de un experimento en lo que respecta a un perro solamente, teniendo en cuenta que los experimentos con los tres perros dieron idéntico resultado. El estímulo condicionado alimenticio en este perro se hizo por un tono en *mi* de 2.600 vibraciones

por segundo, y la diferenciación precisa de este tono fué establecida por otro de 2.524 vibraciones.

El reflejo alimenticio condicionado positivo se transformó en un reflejo condicionado al ácido, y cuando la diferenciación fué comprobada, se encontró, en su primera aplicación, que era completa y ejercía el mismo post-efecto inhibidor que antes. Ahora se estableció una nueva y más precisa diferenciación sobre la base de reflejo ácido a una nota de un semitono más alto que el tono positivo original, esto es, 2.760 vibraciones, y se vió que cuando el tono de 2.600 vibraciones fué transformado de nuevo en un estímulo alimenticio condicionado, esta nueva y más fina diferenciación retuvo también su precisión.

En el curso de las lecciones precedentes hubo ocasión de referirse al hecho de que un mismo punto en la corteza pudo, en concordancia con las condiciones experimentales dadas, llegar a ser un punto de origen, ya de excitación o de inhibición. Estas transformaciones de la significación fisiológica de un punto cortical definido, son alcanzadas con facilidad y son efectuadas con considerable rapidez, tanto en lo que se refiere al estímulo positivo y negativo (experimentos con inducción), y en lo que se refiere a su conexión última, con uno u otro reflejo absoluto (experimentos que se acaban de describir).

Sin embargo, entre nuestro material, nosotros tenemos un número de casos en que la cualidad positiva o negativa de alguna región de la corteza o la correlación temporal entre los dos procesos, adquiere un carácter muy persistente, que puede ser cambiado sólo con gran dificultad, o que a veces no lo puede ser en absoluto. Estos casos fueron los que se presentaron en los experimentos del doctor Prolof sobre reflejos de huellas condicionados positivos y negativos. Los resultados de estos experimentos fueron de tal carácter único, que es necesario describirlos al detalle. En el caso de un perro, se estableció un reflejo de huella condicionado al ácido a un tono de 1.740 vibraciones, producido por un tubo de órgano; el tono fué continuado durante quince segundos, y el ácido fué administrado después de una pausa de treinta segundos. Este reflejo de huella fué repetido 994 veces en el curso de un año y nueve meses. Su período latente, contado desde el comienzo del tono, fué igual o muy cercano a veinticinco segundos, o diez segundos contados a partir de la cesación del tono.

Después de la terminación de la investigación original se resolvió abolir el carácter de huella del reflejo, y darle el carácter de un reflejo diferido, provocando el efecto secretorio positivo durante la acción del tono y no algún tiempo después de su terminación. Para este fin se administró ácido a los quince segundos después del comienzo del tono. Después de 20 refuerzos con estos nuevos intervalos se encontró todavía que no solamente no se presentó el reflejo durante los quince segundos de la acción aislada del tono, sino que incluso la administración del ácido a los quince segundos provocaba una secreción sólo después del antiguo período latente de veinticinco segundos del comienzo del tono.

La utilización de otro estímulo auditivo en lugar del tono no alteró el resultado, y cuando el tono y el otro estímulo auditivo fueron diferidos por cuarenta y cinco segundos sin la administración de ácido, la secreción tuvo lugar siempre hacia los veinticinco segundos del comienzo, y entonces aumentó rápidamente, dando, aproximadamente, 10 gotas durante los veinte segundos restantes de acción aislada del estímulo condicionado.

Después de este fracaso para disminuir el período latente, el estímulo fué reforzado prácticamente de un modo simultáneo, esto es, dos segundos después del comienzo del tono que precedía al refuerzo. No obstante, después de varias señales de repetición, la secreción condicionada comenzó sólo después de un período latente de veinte o veinticinco segundos del comienzo del tono; este período latente no pudo ser alterado, tanto si el ácido fué administrado al segundo, o si el tono fué continuado durante más tiempo. El último experimento realizado en esta serie lo da la tabla siguiente:

TIEMPO	Duración de la acción aislada del excitador condicionado antes del refuerzo con el ácido.	Período latente de la segregación de saliva en segundos.
1 h 12′	30″	26″
24′	2″	29″
31′	45″	23″
40′	2″	32″
54′	15″ más 30″ de pausa.	25″

Sobre el tono *si* del variador de tonos se desarrolló un reflejo alimenticio condicionado en este perro, pero el período latente de

este reflejo no pudo ser reducido por bajo de veinticuatro segundos, y solamente, cuando el estímulo táctil fué utilizado como estímulo condicionado y reforzado con ácido después de dos segundos, se pudo obtener una aproximación más cercana al reflejo alimenticio simultáneo. A las 24 investigaciones, el reflejo fué medido en 12 gotas durante treinta segundos, con un período latente de dos segundos.

Una persistencia semejante de una inhibición cortical establecida a fondo se observó en el caso del otro perro. La huella de un tono de 1.740 vibraciones dobles, producidas por un tubo de órgano, fué utilizada como inhibidor condicionado al estímulo condicionado positivo de un metrónomo que sonaba a razón de 104 veces por minuto. La huella del tono, todavía después de un minuto, ejercía una inhibición completa al reflejo del metrónomo. Tal inhibición se desarrolló gradualmente, comenzando con huellas recientes de pocos segundos.

Los experimentos fueron realizados con esta inhibición condicionada por más de dos años, y el tono que servía como inhibidor condicionado de huella, fué también diferenciado de los otros tonos y condujo a una extrema intensificación de sus propiedades inhibidoras. A la terminación de estos experimentos el animal fué utilizado para otra investigación, en la que se desarrolló un reflejo condicionado positivo al sonido de un micrófono, que prácticamente era igual al tono que había servido como inhibidor condicionado en la primera serie de experimentos. El reflejo condicionado positivo tardó largo tiempo en desarrollarse, y cuando el metrónomo fué probado poco después que el sonido del micrófono fué aplicado, se reveló una inhibición condicionada muy poderosa.

Los experimentos fueron ahora modificados de tal forma, que la combinación inhibidora del micrófono con el metrónomo, fué directamente reforzada por el estímulo absoluto; en otras palabras, fué adoptado un procedimiento contrario exactamente al empleado para el desarrollo de la inhibición condicionada de la huella original del tono. La combinación inhibidora adquirió ahora prontamente propiedades excitadoras, y algo más tarde, el sonido del micrófono, aplicado solo, adquirió una significación positiva. Sin embargo, el tono del tubo de órgano, que se había mostrado originariamente como inhibidor condicionado, no adquirió carácter positivo, ni perdió sus propiedades inhibidoras. Estas propiedades inhi-

bitorias hubieron de ser destruídas por el mismo método que el utilizado para la destrucción de las del micrófono, pero el proceso duró un tiempo mucho mayor.

Estos casos de extrema estabilidad del proceso inhibidor pueden ser considerados como excepcionales. Es muy probable que la intensidad de la inhibición en estos casos fuese favorecida por algunas condiciones especiales de los experimentos, y es posible que esta excepcional persistencia del proceso inhibidor pueda ser relacionada con los experimentos sobre hipnotismo y sueño, que serán descritos más adelante.

Junto a estos casos de estabilidad extrema del proceso inhibidor de puntos definidos de la corteza cerebral deben colocarse los casos de una estabilidad semejante de la excitabilidad. En un experimento del Dr. Bierman, un reflejo alimenticio condicionado bien establecido a un tono de 256 vibraciones dobles, producido por un tubo de órgano, fué diferenciado de 22 tonos distintos y separados, más altos hasta de 708 vibraciones por segundo, y más bajos hasta de 85 vibraciones; el tono de 256 vibraciones fué siempre acompañado de comida, mientras que los otros tonos permanecieron sin refuerzo.

El tono positivo fué contrastado en cada experimento varias veces con uno u otro de los tonos negativos. De esta manera, el punto cortical positivo fué rodeado por una serie de puntos inhibidores. Sin embargo, este rodeo aparente de los puntos positivos por los inhibidores no conduce a una disminución del efecto del tono positivo, sino por el contrario, a su intensificación.

Cuando en investigaciones posteriores el animal fué sometido experimentalmente a un profundo sueño fisiológico, de tal manera que un agudo silbido, o un fuerte porrazo sobre la puerta no lograra despertarlo, el tono condicionado positivo despertaba inmediatamente al animal y provocaba una secreción condicionada completa. En las próximas lecciones daremos pruebas experimentales de que el sueño, en sí mismo, no es más que una forma de inhibición interna, y desde este punto de vista los experimentos que acabamos de describir pueden ser considerados como un caso de extrema estabilidad del proceso excitador en un punto definido de la corteza cerebral, que resiste con éxito la inhibición del alrededor.

El estudio de las pruebas experimentales anteriores permite considerar las actividades de los hemisferios cerebrales como un

verdadero mosaico de funciones. Todos los puntos corticales individuales, en cada momento determinado, tienen una significación fisiológica muy definida, mientras que el mosaico total de funciones es integrado en un sistema dinámico complejo, que conduce de un modo constante a la unificación de las actividades individuales.

Cada nueva influencia localizada ejerce su acción sobre una mayor o menor extensión de todo el sistema. Considerar, por ejemplo, un perro que posee en un momento determinado un número definido de reflejos condicionados. La adición de un nuevo reflejo positivo y, especialmente, de un nuevo negativo, ejerce, en la mayoría de los casos, una influencia inmediata, aunque temporal, sobre los reflejos más antiguos (experimentos del Dr. ANREP).

Además, cuando no se añaden nuevos reflejos y sólo se altera el orden de los mismos, la magnitud de ellos sufre una distinta disminución, demostrando un predominio considerable de la inhibición. En el siguiente experimento del Dr. SOLOVEICHIK, un perro fué sujeto, a intervalos de diez minutos, a un estímulo alimenticio condicionado de un metrónomo, una lámpara eléctrica, un silbido y un

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 15 segundos.
3 h 09'	Golpes de metrónomo.	4
19'	Lámparas eléctricas.	4
29'	Silbato.	4
39'	Excitación mecánica de la piel.	4
49'	Golpes de metrónomo.	5
59'	Lámparas eléctricas.	5
4 » 09'	Silbato.	1 1/2
19'	Excitación mecánica de la piel.	2
	En el experimento del día siguiente se alteró un tanto el orden de los excitadores.	
2 h 24'	Lámparas eléctricas.	2 1/2
34'	Silbato.	Huellas.
44'	Excitación mecánica de la piel.	2
54'	Golpes de metrónomo.	1
3 » 04'	Lámparas eléctricas.	2
14'	Silbato.	1/2
24'	Excitación mecánica de la piel.	0
34'	Golpes de metrónomo.	Huellas.

estímulo táctil, repetidos siempre en este orden en cualquier experimento. La anterior tabla da el resultado del experimento final con este orden de los estímulos.

La disminución en la magnitud del reflejo condicionado observada cuando el orden de su administración fué alterado, aparece inmediatamente como en el experimento anterior, y en otros casos se hace más claro cuando los estímulos fueron aplicados de nuevo en su orden usual.

La disminución continúa por varios días, y entonces los reflejos vuelven a su magnitud normal. Tal disminución en la intensidad, como la ocurrida hacia el final del primer experimento indicado anteriormente, ocurre con frecuencia, y será discutido con más detención en la próxima lección.

LECCIÓN 14

El desenvolvimiento de la inhibición en la corteza cerebral bajo la influencia de los estímulos condicionados.

LOS estímulos condicionados, actuando por intermedio de determinadas células corticales, proporcionan los medios por los cuales pueden ser estudiadas las características fisiológicas de dichas células. Una de las más importantes de estas propiedades es que, bajo la influencia de los estímulos condicionados, ellas pasan pronto, o tarde, al estado de inhibición. En las lecciones anteriores sobre la inhibición interna, se demostró que, en todos los casos, cuando un estímulo condicionado positivo permanece repetidamente sin refuerzo, adquiere propiedades inhibidoras, es decir, las células corticales correspondientes entran bajo su influencia en un estado de inhibición. La presente lección será dedicada al estudio del mecanismo íntimo de este fenómeno, y de la parte que en él juegan los reflejos absolutos y otras condiciones que retardan o aceleran el desenvolvimiento de este estado de inhibición.

El paso de las células corticales a un estado de inhibición es de una significación mucho más general de lo que puede ser inferido por los hechos que nosotros hemos discutido hasta el presente, concernientes al desarrollo de la inhibición interna. El desenvolvimiento de la inhibición, en el caso de los reflejos condicionados que permanecen sin refuerzo, debe ser considerado sólo como un ejemplo especial de un caso más general, teniendo en cuenta que un estado de inhibición puede desarrollarse también cuando los reflejos condicionados son reforzados. Las células corticales, bajo la influencia de los estímulos condicionados, tienden siempre a pasar, aun cuando a veces, muy lentamente, a un estado de inhi-

bición. La función llevada a cabo por el reflejo absoluto, después que el reflejo condicionado ha sido establecido, es meramente el retardo del desarrollo de la inhibición.

El siguiente es el ejemplo más corriente de este fenómeno. Nosotros suponemos que un reflejo condicionado actúa exactamente treinta segundos antes de adicionarle el estímulo absoluto. El intervalo de tiempo entre el comienzo de la acción del estímulo condicionado y la secreción de la saliva, es igual a cinco segundos, a cuyo espacio de tiempo se le llama período latente. Este período latente permanece, prácticamente, sin variación por un cierto tiempo, que varía grandemente en los diferentes perros. Este período latente aumenta paulatinamente y, finalmente, durante treinta segundos de la acción aislada del estímulo condicionado, no se produce ninguna traza de secreción salival. Sin embargo, es necesario sólo retardar la administración del estímulo absoluto por un plazo de cinco a diez segundos, para que la secreción pueda ser de nuevo obtenida durante la prolongación de la acción aislada del estímulo condicionado. Al continuar el experimento por algún tiempo, como antes, esto es, con un retardo de treinta segundos, e introduciendo de nuevo un retardo aumentado en cinco o diez segundos, no se obtiene entonces ninguna secreción condicionada. Con el fin de obtener una secreción condicionada, la administración del estímulo absoluto puede ser retardada por un plazo mayor de tiempo. Finalmente, se alcanza un grado en el que ninguna secreción condicionada puede ser obtenida durante la acción aislada del estímulo condicionado. Esta desaparición gradual de la secreción condicionada en reflejos con un retardo constante, ocupa muy diferentes períodos de tiempo en los diferentes perros. En algunos, sólo por plazos de días y semanas; en otros, hasta de varios años. La secreción condicionada desaparece más tarde con el estímulo táctil que con el térmico, y más tarde todavía con los estímulos visuales, y mucho más tarde aún con los estímulos auditivos, especialmente si éstos últimos son discontinuos.

El siguiente es un ejemplo de las diferencias relativas entre los varios estímulos condicionados con respecto a la rapidez de transición de los elementos corticales a un estado de inhibición bajo la influencia de retardos definidos (experimentos del Dr. Shishlo). El primer estímulo condicionado, que se hizo actuar en un perro, fué uno que pertenecía al analizador táctil; la administración de comi-

das fué, como de ordinario, retardada diez segundos del comienzo del estímulo táctil; pero, en algunas, raras, ocasiones se introdujo un retardo de treinta segundos. El reflejo primero apareció a la 27 estimulación y a la quinta semana; después de 179 estímulos, el reflejo se hizo estable a 8 gotas durante un minuto. Ahora se estableció un reflejo condicionado alimenticio a un estímulo cutáneo de 45°, y el período normal de retardo fué, como antes, diez segundos. Este reflejo, se desenvolvió prontamente, y cuando a la 12 estimulación se hizo un retardo de treinta segundos, se obtuvo una secreción de 4 gotas. A continuación del refuerzo corriente, aplicado diez segundos después del comienzo del estímulo térmico, el reflejo disminuyó rápidamente en intensidad, y a la prueba 33, cuando el retardo fué prolongado, especialmente un minuto, sólo se obtuvo una secreción de una gota.

La observación siguiente no deja lugar a duda de que la desaparición del reflejo condicionado, no obstante su refuerzo invariable, es una expresión de un desarrollo progresivo de la inhibición en los elementos corticales. Cuando un estímulo condicionado positivo efectivo es aplicado poco tiempo después de la acción de un estímulo condicionado, como ya ha sido descrito, pierde sus propiedades positivas y el reflejo resultante sufre una disminución. De modo semejante, cuando uno de entre varios estímulos condicionados ha perdido su efecto positivo, su falta de uso en los experimentos conduce a un aumento en el efecto de los estímulos que restan. Según mi modo de ver, tales resultados pueden ser sólo interpretados bajo la idea de que propiedades reales inhibidoras han sido adquiridas por aquellos estímulos que han perdido su efecto positivo. Este fenómeno no debe ser confundido con el que previamente ha sido descrito como resultado de una inhibición interna por retardo. La inhibición de retardo es revelada por el llamado período latente que se observa en cualquier reflejo condicionado y que permanece sin cambio alguno por un considerable período de tiempo. El fenómeno, que ha sido descrito aquí, se caracteriza por su progreso invariable. El estado inhibidor de los elementos corticales, bajo la influencia de los estímulos condicionados, se desenvuelve más prontamente con reflejos de largo retardo. Cuanto más larga es la aplicación aislada del estímulo condicionado, tanto más rápidamente se realiza el desarrollo de la inhibición. Por ejemplo: es de esperar que un reflejo con un retardo de

diez segundos, permanezca sin variación en su intensidad por un período de tiempo más considerable, y así permite su exacta experimentación; el mismo refuerzo, cuando se retarda más de treinta segundos, prontamente se hace ineficaz a la experimentación, a consecuencia del desarrollo progresivo de la inhibición. Un caso semejante ha sido tomado de los experimentos del Dr. Petrof.

Un perro posee un reflejo alimenticio condicionado al sonido del metrónomo, y durante el período total de actuación del reflejo, que ha sido retardada por diez segundos, permanece constante en intensidad.

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 10 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 10 segundos.
3 h 00'	Golpes de metrónomo.	0
55'	Idem.	1
47'	Idem.	2
4 » 02'	Idem.	2
09'	Idem.	3
20'	Idem.	2

En cuanto la aplicación aislada del estímulo condicionado se prolongó durante 30 segundos, el reflejo se hizo inconstante en intensidad, y, al repetirse, llegó al cero durante el tiempo de un simple experimento:

TIEMPO	Golpes de metrónomo en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
2 h 55'	Golpes de metrónomo.	6
3 » 05'	Idem.	17
20'	Idem.	4
30'	Idem.	4
35'	Idem.	2
45'	Idem.	0

Los dos experimentos anteriores fueron realizados con intervalo de un día.

En vista de las grandes variaciones existentes entre los diferentes perros, se vió que era esencial emplear en cada perro reflejos que fuesen retardados por diferentes plazos de tiempo. Resulta

ahora claro por qué los reflejos largamente retardados se desarrollan sólo con dificultad, y por qué durante el comienzo de su acción pueden ser obtenidos sólo en algunos perros. Además, es fácil de comprender por qué en muchos de los experimentos anteriormente descritos, los reflejos condicionados positivos disminuyen durante un experimento aislado y, en algunos casos, después sólo de una simple aplicación, como en los experimentos descritos en la lección anterior. Esta disminución es debida a la repetición de los estímulos condicionados, y no a ningún otro factor, tal como, por ejemplo, la alimentación gradual del animal durante el experimento, en el caso de reflejos alimenticios. Esto último no es claramente el caso, teniendo en cuenta que, repitiendo algunos de los estímulos condicionados establecidos, sólo el efecto producido por uno de ellos disminuyó, mientras que el otro estímulo condicionado conserva su efecto total hasta muy al final del experimento. Si un estímulo condicionado positivo definido, ha demostrado ya una tendencia a tener propiedades inhibidoras, entonces después de un corto intervalo en los experimentos, o incluso al comienzo de un día de experimento, su primera aplicación produce una secreción considerable; pero la repetición del estímulo disminuye prontamente en su efecto y llega a ser inhibidor, a despecho de su refuerzo, a cada aplicación.

Es de un gran interés para el experimentador tener a su disposición reflejos de una intensidad constante. Para obtener tales reflejos, es necesario, en muchos casos, combatir la progresiva tendencia de los reflejos condicionados a la inhibición. Al principio, sobre fundamentos puramente empíricos, y más tarde, sobre otros más racionales, se pudieron encontrar una serie de procedimientos para combatir este inconveniente. Por razones fáciles de comprender, el más efectivo de estos métodos fué el de establecer condiciones, exactamente las contrarias de aquéllas que conducen a la disminución progresiva de los reflejos condicionados. Entre tales métodos, el primero fué la introducción de un acortamiento ocasional y repentino de la longitud de la acción aislada del estímulo condicionado. Si, por ejemplo, el reflejo original ha sido retardado treinta segundos, lo práctico es adoptar un refuerzo de los tres a los cinco segundos. Durante este corto período de tiempo, el estímulo condicionado, no puede provocar un reflejo que se pueda medir, y muy a menudo no se observa secreción salival alguna durante tan corto período de retardo. El retardo corto, sin embar-

go, se introduce como un ardid temporal, siendo, por decirlo así, solamente una medida terapéutica, aplicada con el fin de regenerar el reflejo condicionado. Después, cuando el retardo usual es restaurado, se ve que el reflejo es en intensidad y en constancia como al principio. Es corriente hacer este retorno del reflejo poco retardado al reflejo muy retardado por etapas, aumentando gradualmente la longitud de la acción aislada del estímulo condicionado. La eficacia de este método, medida por la permanencia del reflejo reconstituído, depende del grado de debilitación del reflejo condicionado, del tiempo durante el que esta debilitación se deje persistir y del plazo durante el que se practique el retardo corto como medida terapéutica. Un pequeño período de práctica restablece los reflejos sólo durante un pequeño grado y por un corto tiempo. Cuando se ha logrado una gran debilitación del reflejo, y éste ha persistido durante un largo tiempo, el método que acabamos de describir y que, en general, es de mucha eficacia, no basta, como se demostrará, para restaurar el reflejo. Un reflejo condicionado que sea debilitado en el curso de una larga práctica, puede ser ayudado para recobrar su intensidad por numerosas repeticiones del estímulo condicionado, en un solo experimento y, si es posible, confinando el uso del estímulo a aplicaciones aisladas. Un efecto semejante beneficioso, resulta de una simple interrupción, incluso por pocos días, en la obra de debilitación de los reflejos condicionados.

Junto a éstos existen otros métodos, como, por ejemplo, aumentar la intensidad de algunos de los estímulos condicionados o aumentar su número por la suma de inducciones positivas o, finalmente, aumentar la intensidad de los estímulos absolutos. Sin embargo, hasta el presente, sólo interesan los métodos referidos anteriormente.

Hay casos en los que la extensión de la disminución en la intensidad de los reflejos condicionados es tal, que ninguno de los métodos anteriores puede prestar ninguna ayuda, pues todos los reflejos condicionados positivos, simples, desaparecen. El animal permanece inerte en la mesita de operaciones durante el experimento, e incluso declina la comida que se le da después de la aplicación del estímulo condicionado. Esto puede ser observado aun en perros que han servido para la estabilización de los reflejos condicionados, por experimentación extremadamente exacta, durante un período de muchos años.

¿Qué debemos hacer con los animales en tal estado? En los primeros tiempos de nuestros trabajos, tales perros no los volvíamos a utilizar, como inapropiados para nuestro experimento; pero, ahora, el estado de estos perros se considera que es susceptible de más amplia investigación. Es suficiente cesar en el uso de todos los antiguos estímulos condicionados, y desarrollar, en lugar de ellos, otros reflejos condicionados a nuevos estímulos, para ver desaparecer la dificultad. Los nuevos reflejos condicionados se desarrollan extremadamente pronto, y esto no es sorprendente, teniendo en cuenta que todos los reflejos extraños que originariamente se entremezclan en el desarrollo de los reflejos condicionados, han desaparecido desde largo tiempo antes.

Los reflejos nuevamente desarrollados alcanzan una intensidad máxima y constante, y el animal retorna enteramente a su estado original, y puede ser utilizado para otros experimentos. En vista de la importancia grande de este hecho, yo describiré, con gran detalle, la historia de uno de estos perros (experimentos del doctor PODKOPAEF).

Los experimentos con este perro se comenzaron en Junio del año 1921. Se establecieron, uno tras otro, diferentes reflejos condicionados positivos y negativos. Entre éstos se establecieron varios reflejos al estímulo de diferentes lugares de la piel, designados por números en las tablas que siguen. Todos los reflejos fueron extremadamente constantes en su magnitud y en la longitud de su período latente, y el perro fué utilizado durante varios años para experimentos con otros varios problemas. El siguiente cuadro ilustra la intensidad de los reflejos positivos.

Hacia el final del año 1924, los estímulos eran a menudo ineficaces en su efecto, y el perro no tomaba la comida inmediatamente de presentársela. Diferentes procedimientos se pusieron en práctica, con el fin de evitar este aumento de inhibición. En lugar de los estímulos táctiles, se utilizaron estímulos auditivos, y en lugar de retardos largos, retardos cortos; entre los experimentos se hicieron intervalos hasta de mes y medio, y también se aumentaron las intensidades de los estímulos absolutos, poniéndose al animal en el suelo, en lugar de ponerlo encima de la mesa de operaciones durante los experimentos. Pero sólo efectos pasajeros obtuvimos de estos métodos; el animal se hacía cada vez más perezoso, y a menudo declinaba la comida que se le daba después de la aplica-

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Período latente.
12 h 03′ . .	Excitación mecánica de la piel núm. 1.	14	2″
10′ . .	Idem, íd., núm. 2	14 1/2	3″
20′ . .	Idem, íd., núm. 3	14	3″
25′ . .	Golpes de metrónomo	14 1/2	3″
33′ . .	Excitación mecánica de la piel núm. 4.	13 1/2	6″
39′ . .	Idem, íd., núm. 3	13	3″
	Experimento del 6 de Agosto de 1923: reflejos positivos y negativos (inhibición condicionada).		
10 h 20′ . .	Excitación mecánica de la piel núm. 4.	11	2″
28′ . .	Idem, íd., núm. 8 más tono	0	
33′ . .	Excitación mecánica de la piel núm. 5.	11 1/2	3″
40′ . .	Idem, íd.	10	3″
	Experimento del 12 de Junio de 1924: reflejos positivos y negativos (inhibición condicionada con otro agente).		
10 h 33′ . .	Excitación mecánica de la piel núm 1.	3 1/2	7″
42′ . .	Idem, íd., núm. 8 más encendimiento de lámparas eléctricas.	0	
43′ 30″	Excitación mecánica de la piel núm. 1.	3	10″
49′ . .	Golpes de metrónomo.	3 1/2	7″
56′ . .	Excitación mecánica de la piel núm. 8.	2	12″
11 h 08′ . .	Idem, íd.	1	23″

ción de los estímulos condicionados. Este estado del animal persistió durante todo el año 1925. Al final de dicho año se utilizaron unos nuevos estímulos en lugar de los antiguos, que fueron abandonados. Este procedimiento dió lugar a un rápido cambio en el estado del animal. El perro volvió a estar alerta sobre la mesa de operaciones, y tomaba la comida al tiempo en que se le presentaba, al final de la aplicación de los nuevos estímulos condicionados. Los reflejos condicionados se establecieron prontamente, y alcanzaban una intensidad constante y considerable, mientras que el período latente volvía a lo normal. Estos resultados permanecían estables en los experimentos posteriores. He aquí un experimento realizado el 21 de Enero de 1926. El reflejo en este experimento se ha retardado en quince segundos, intentándose intercalar un reflejo antiguo entre los nuevos (el sonido de un metrónomo).

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 15 segundos.	Período latente.
9h 45'. .	Alumbrado alterno de lámparas eléctricas	5	5''
55'. .	Glu-glu	6	2''
10 » 04'. .	Chasquido.	2 1/2	6''
10'. .	Golpes de metrónomo.	4	2''
15'. .	Glu-glu.	5	4''
22'. .	Alumbrado alterno de lámparas eléctricas	5	5''

Las diferencias de magnitud de los reflejos condicionados en los experimentos anteriores, dependen, hasta una cierta extensión, de las diferentes etapas de desarrollo que ellos hayan alcanzado.

La significación general de estos experimentos es clara. La acción aislada de los estímulos condicionados, incluso si ella es seguida por un estímulo absoluto, conduce al desarrollo de un estado de inhibición en los elementos corticales, y este desarrollo es tanto más rápido cuanto mayor es la acción aislada de cada estímulo condicionado aislado, y cuanto más a menudo es utilizado el estímulo. Así, no se encuentra una diferencia esencial en el proceso del desarrollo de la inhibición, tal conforme nosotros lo hemos estudiado en las lecciones anteriores, con referencia a los diferentes casos de inhibición interna y aquellos que acaban de ser descritos, si bien, en muchos casos, sólo se trata de cuestión de grado. En aquellos casos en que el estímulo condicionado no se refuerza el proceso inhibidor se desarrolla muy prontamente; en aquellos casos con refuerzo, que nosotros acabamos de describir, el proceso de desenvolvimiento inhibidor se retarda por lo corriente, a veces de modo tan considerable, que el desarrollo de dicho proceso permanece insospechable. Sólo en muy raros casos el desarrollo de la inhibición en ambos grupos de experimentos, es casi completamente el mismo.

Nosotros consideraremos ahora el problema del mecanismo, por el cual los estímulos absolutos retardan el desarrollo del tipo de inhibición que nosotros consideramos. En la segunda lección vimos que los reflejos condicionados no se desarrollan cuando los estímulos absolutos preceden al agente neutral que hace el oficio de estímulo condicionado. Este es, probablemente, un resultado de

la inhibición externa; la intensidad de la excitación producida por el estímulo absoluto, conduce a la inhibición de aquel área cortical, que es excitada débilmente como resultado de la aplicación del estímulo neutral. Si este es el caso, se presenta la cuestión de si estímulos absolutos semejantes producen la inhibición externa en las áreas corticales correspondientes a los reflejos condicionados ya establecidos. Con el fin de comprobar esto, se realizaron los siguientes experimentos.

Un estímulo condicionado firmemente establecido, se sobrepuso al refuerzo de un estímulo absoluto, esto es, el estímulo absoluto fué aplicado primero, y el estímulo condicionado, previamente establecido, fué aplicado solamente después que el efecto del estímulo absoluto se hizo aparente. Esta manera de experimentar se continuó durante varias semanas y meses en varios perros. Los resultados fueron, sin excepción, uniformes; el reflejo condicionado no conservó su intensidad original, sino que se debilitó considerablemenje, o incluso llegó a desaparecer.

Cuanto más intenso y más utilizado fué el reflejo condicionado, tanto más lentamente desapareció bajo este tratamiento, mientras que reflejos débiles y recientemente establecidos perdieron sus propiedades condicionadas muy prontamente. El experimento siguiente, del Dr. Solovaichik ilustra este caso.

El perro empleado tenía, bien desarrollados, reflejos condicionados alimenticios, cada uno de los cuales daba sobre 20 gotas de saliva durante treinta segundos.

Ahora se comenzó el desarrollo de un reflejo al sonido de un silbido. Este reflejo se desarrolló muy prontamente, y, contando desde la 6.ª aplicación a la 11, dió secreciones de 10, 8, 13, 9, 9

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos	Reacción motriz.
2h 28' . .	Timbre.	20	Alimenticia.
55' . .	Lámparas eléctricas	9	Idem.
44' . .	Efervescencia después de empezada la comida	—	
53' . .	Efervescencia después de la comida	0	De orientación.
3 » 02' . .	Golpes de metrónomo.	16	Alimenticia.
10' . .	Silbato.	11	Idem.

y 10 gotas y media durante treinta segundos. Sólo se hicieron 11 refuerzos, y después el estímulo condicionado del sonido del silbato se sobrepuso al absoluto. La aplicación fué repetida 54 veces en el curso de treinta y dos días. La tabla anterior da el resultado de estos experimentos.

Resulta claro que la administración del estímulo absoluto da lugar a un estado de inhibición de aquellos elementos corticales de los que depende el reflejo condicionado, y estos elementos corticales se hacen temporalmente inexcitables a su estímulo ordinario. El experimento anterior, sin embargo, no dilucida el mecanismo interno, que determina la diferencia en el desarrollo de la inhibición de los elementos corticales en el caso de refuerzos y no refuerzos.

La suma de todos los períodos de acción de un estímulo positivo, requerida para el desarrollo de la inhibición sin refuerzo, es incomparablemente menor que la del período de acción aislada del mismo estímulo con refuerzo. Se deduce, por consiguiente, que la transición de los elementos corticales excitables a un estado de inhibición, no es determinada por la duración de los estímulos aislados. Es, sin embargo, probable que la excitación, en el caso de no refuerzo, persista por largo tiempo después de la cesación de la acción aislada del estímulo condicionado, mientras que en el caso del refuerzo la excitación se abrevia desde el comienzo del estímulo absoluto. La duración de la excitación producida por el estímulo puede ser, por consiguiente, el factor determinante, pero otras explicaciones son también posibles, y el asunto no puede ser decidido sin una más amplia experimentación.

El hecho fundamental en todos estos experimentos, que se repite constantemente a nuestra vista, es la transición más pronto o más tarde a un estado de inhibición de los elementos corticales, ejercitada por el estímulo condicionado. Teniendo en cuenta todas las pruebas experimentales a nuestra disposición hasta el momento presente, esta transición debe de ser considerada como dependiente de un gasto funcional de los elementos corticales, resultado a su vez de su actividad en respuesta a los estímulos. Tal pérdida de funcionalidad dependerá claramente de la duración e intensidad de esta actividad. Por otra parte, resulta claro también que el proceso de inhibición no puede ser considerado como idéntico con tales autodestrucciones funcionales de los elementos corticales, teniendo en cuenta que un estado de inhibición que es iniciado en una célula

activa se extiende a otros elementos corticales que no están en actividad y que, por tanto, no están gastados en su funcionalismo.

La rapidez, según la cual los elementos corticales caen en inhibición en el caso del no refuerzo, corresponde a la extrema sensibilidad de estos elementos y a su constante necesidad de nutrición, pues, como se sabe, su actividad llega a ser irreparablemente destruída cuando se detiene de un modo duradero el aflujo de sangre, como, por lo demás, pasa en todos los demás tejidos del cuerpo. Esto está en completa armonía también con la concepción de la corteza cerebral como aparato señal. El hecho de que los estímulos absolutos inducen durante su acción a la inhibición cortical, es sólo una finura artística de la eficiencia de la máquina. Me será permitido utilizar la analogía de este proceso con el de un centinela, quien, después de haber realizado su papel, se entrega al descanso, para restablecer su actividad, con el fin de asegurar en lo sucesivo la mayor eficacia de su trabajo.

Todavía queda otra cuestión por liquidar, y es si existe un plazo mínimo de acción del excitador condicionado aislado que no dé lugar a un desarrollo progresivo de la inhibición en los elementos corticales. Los detalles de este problema están sujetos actualmente en nuestros laboratorios a una experimentación muy cuidadosa, pero ya tenemos algunos a nuestra disposición que se relacionan con este problema. En perros que durante largo tiempo tenían reflejos condicionados retardados por treinta segundos, y en los que el estímulo condicionado mantenía todavía su entero efecto, transformamos todos los reflejos en reflejos casi simultáneos por refuerzo uno o dos segundos después del comienzo de los estímulos condicionados. Esta modificación en el procedimiento comenzó inmediatamente a ejercer su acción sobre los componentes secretor y motor de estos reflejos, dando lugar a una perturbación en el balance previo de intensidad entre los reflejos condicionados, positivo y negativo. La magnitud de los reflejos positivos aumentó considerablemente, mientras que los reflejos negativos fueron desinhibidos durante un largo período de tiempo; en otras palabras, la excitación comenzó a predominar sobre la inhibición (experimentos de los doctores Petrof y Kreps). El método siguiente fué el utilizado por el Dr. Kreps.

En vista de que el perro tenía exagerada tendencia a la inhibición, se le colocó, durante los experimentos, sobre el suelo, en lu-

gar de sobre la mesa de operaciones. Entre otros reflejos condicionados, este perro poseía un reflejo alimenticio positivo a los 132 sonidos de metrónomo al minuto, mientras que 144 sonidos de mejrónomo al minuto servían como estímulo para una precisa y estable diferenciación. Un considerable tiempo antes del experimento se estableció una inhibición condicionada, en la que la luz de una lámpara actuaba como inhibidor condicionado a 120 sonidos de metrónomo por minuto. La inhibición condicionada fué absoluta, pero no fué utilizada por mucho tiempo. Todos los reflejos fueron retardados treinta segundos; estos reflejos condicionados alimenticios fueron ahora transformados en simultáneos, presentando la comida un segundo solamente después de la administración del estímulo condicionado. La modificación en el modo del reflejo condujo a la desaparición de la inhibición condicionada, que no pudo ser restablecida, a despecho de 100 aplicaciones de la combinación inhibidora durante treinta y seis días. La diferenciación del metrónomo, que fué absoluta antes de la transformación de los reflejos en simultáneos, fué también disminuída, y en las 33 repeticiones siguientes, que fueron realizadas en trece días, la diferenciación continuó siendo poco satisfactoria (tres gotas contra seis o siete del reflejo positivo). Al retornar al retardo de treinta segundos con todos los reflejos, la diferenciación fué de nuevo absoluta durante los primeros días, y la inhibición condicionada fué completamente restablecida después de tres días, como demuestra la siguiente tabla:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
1 h 06'	Golpes de metrónomo, 120 por minuto.	7
10'	Idem.	5
20'	Idem.	6
26'	Lámparas eléctricas más metrónomo, 120 por minuto	0
33'	Golpes de metrónomo, 120 por minuto.	6
38'	Idem.	6
45'	Lámparas más metronónomo 120 por minuto.	0

Al transformar los reflejos de nuevo en simultáneos, la inhibición condicionada fué casi completamente desinhibida, después sólo de tres repeticiones del refuerzo simultáneo.

Todavía queda el determinar si en los experimentos que acabamos de describir, en los que el estímulo condicionado es casi inmediatamente seguido por el absoluto, no habría tendencia hacia un progresivo desarrollo de la inhibición, o si el aparente vigor de los reflejos sería sólo temporal y podrían ser, sin embargo, sobrepasados por la inhibición.

Pero con el agotamiento de los elementos corticales hay que tener en cuenta también su restablecimiento. Debemos esperar, por consiguiente, que la inhibición que parece estar en alguna relación con el agotamiento funcional de los elementos corticales, desaparezca con su restablecimiento funcional. Este modo de pensar se adapta al caso de restablecimientos espontáneos de los reflejos condicionados restringidos, que, después de algún intervalo de tiempo, retornan a su intensidad normal. Considerado desde este punto de vista, resulta fácil comprender cómo el lento desarrollo de la inhibición por repetición de los reflejos condicionados reforzados, es reemplazado por un retorno temporal de los reflejos retardados a su intensidad original cuando un período de muy poco retardo se introduce en el experimento o cuando se hace un considerable intervalo entre los experimentos. Por acortamiento del período de acción aislada del estímulo condicionado en un caso, o evitando completamente por un cierto tiempo alguna repetición de la excitación, en otros casos, el agotamiento funcional de los elementos corticales es disminuído, y así alcanzamos una oportunidad mejor para su recuperación completa.

Se han realizado experimentos con el fin especial de estudiar la restauración de los reflejos condicionados en el caso de la extinción experimental y en el caso del desarrollo experimental gradual de la inhibición, que tiene lugar a despecho del refuerzo. Un ejemplo de esta clase ha sido realizado por el Dr. Speransky.

Entre otros, los siguientes sirven como estímulos condicionados positivos alimenticios. Sonidos de un metrónomo, intensificación de la iluminación general de la sala, el sonido de un silbato y la aparición de un círculo. Los reflejos acústicos fueron algo más intensos que los visuales, dando de 10 a 12 gotas durante treinta segundos, precediendo refuerzo, mientras que el visual dió sólo de 6 a 8 gotas. Los estímulos fueron todos aplicados a intervalos de diez minutos y siempre en el orden indicado. En cada experimento todos los estímulos fueron repetidos una o dos veces. Después de

una serie de experimentos de este tipo, el experimento siguiente consistió en la excitación por el sonido del metrónomo solamente. Doce aplicaciones sucesivas fueron hechas a intervalos de diez minutos, siendo cada una de ellas reforzadas. Las primeras dos aplicaciones dieron 12 y 11 gotas de secreción salival, respectivamente, durante su acción aislada, mientras que las dos últimas dieron 9 cada una. Se ve así que la simple repetición del estímulo conduce a una disminución en su efecto del 25 por 100. En los días siguientes se realizaron experimentos semejantes; pero el intervalo entre los estímulos fué mucho más corto: sólo de minuto y medio. La utilización de tan corto intervalo sólo fué posible a causa de que, en este perro particular, la secreción causada por el refuerzo por la comida terminaba extremadamente pronto, y como se vió, por previas determinaciones, dentro de un plazo de minuto y medio. En esta variación de experimentos el reflejo que dió 11 gotas al primer estímulo, se disminuyó hasta 4 gotas y media al tercer estímulo (disminución del 60 por 100), a 2 gotas a la octava estimulación (disminución del 82 por 100), pasando, con más o menos regular ondulación, de 2, 5 y 7 gotas, y a la 22 estimulación dió sólo 1 gota, y, después, ninguna; el perro rechazaba la comida después de los tres estímulos. Cuando el estímulo visual del aumento de iluminación de la sala fué aplicado minuto y medio después del último estímulo por el metrónomo, se produjo un reflejo de 2 gotas y media de secreción, y el animal tomó la comida. Además, cuando la comida se dió sin un previo estímulo condicionado, el animal devoró la comida con avidez. En el próximo día se volvió al método original de aplicación de todos los estímulos condicionados a intervalos de diez minutos. El primer estímulo que se aplicó fué el metrónomo, y dió 6 gotas y media. Haciendo actuar de nuevo el metrónomo, a la quinta estimulación la secreción obtenida fué sólo de gota y media.

Finalmente, por tercera vez, y al noveno estímulo, el metrónomo no produjo secreción ninguna. En este experimento la secreción dada por el otro estímulo, y aun cuando algo por debajo de lo normal en su primera aplicación, no disminuyó grandemente por repetición. El reflejo al metrónomo se restableció en su natural intensidad a los siguientes días, y ahora no demostró más tendencia a disminuir por repetición. Los experimentos que acabamos de indicar presentan muchos puntos de interés. Se ve que un estímulo que

constantemente se refuerza y se repite muchas veces a largos intervalos, pierde sólo una pequeña parte de su efecto; el mismo estímulo, cuando es aplicado a cortos intervalos de tiempo, disminuye en su efecto al principio, y, después de una variación ondulante, acaba por llegar al cero de la reacción motora y secretora, y el animal rechaza la comida después de la aplicación del estímulo condicionado. A despecho de esto, otro estímulo mucho más débil provoca inmediatamente ambos efectos motores y secretorios. El hecho de que el animal en la mesa de operaciones consume con avidez una gran cantidad de comida, cuando no es excitado por el estímulo condicionado, demuestra que la saciedad del animal no toma parte alguna. En lo que se refiere al efecto de los sonidos del metrónomo sobre los diferentes estados de los elementos corticales, debemos concluir que, en el caso de los estímulos frecuentes, estos elementos se agotan funcionalmente y no tienen suficiente tiempo para restablecerse; así que, despues de una oscilación preliminar, que puede ser considerada como una pugna entre la excitación y la inhibición, pasan, finalmente, los elementos corticales a un estado completo de inhibición. El estímulo visual más débil disminuye considerablemente en su efecto después de la desaparición del reflejo condicionado al estímulo más intenso del metrónomo. Al día siguiente, los elementos corticales que son estimulados por el metrónomo, no han recobrado todavía por entero su funcionalismo, y pasan de nuevo al estado de inhibición cuando el estímulo se repite.

Esta inhibición es del mismo carácter que la inhibición interna que ha sido descrita en lecciones anteriores, y muestra las mismas propiedades de irradiación a otros elementos corticales que no habían tomado parte primariamente. El experimento demuestra que la inhibición que irradia hacia elementos corticales vecinos, y que está en conexión con otros estímulos condicionados, conduce a una disminución de su efecto positivo, exactamente como fué descrito para la inhibición interna. Que la inhibición en los elementos corticales vecinos es realmente debida a una irradiación de la inhibición primaria, es evidenciado por el hecho de que, por repetición de los estímulos, ellos no demuestran una tan rápida disminución en su efecto, como se ha observado en el caso del metrónomo. Al tercer día los elementos corticales relacionados con el metrónomo habían restaurado por completo su funcionalismo.

Las observaciones descritas en esta lección hacer fijar la atención sobre varios problemas muy importantes, y, en el primer ejemplo, la cuestión de la rapidez del restablecimiento del efecto inhibidor de diferentes estímulos durante la completa actividad, el efecto sobre este restablecimiento del refuerzo, etc. Junto a estos problemas relativamente sencillos, existen otros mucho más complicados y difíciles. Es claro que sólo ciertos casos de desarrollo o desaparición de la inhibición puedan estar en relación con un agotamiento funcional y un restablecimiento de los elementos corticales, y no pueden ser interpretados de esta manera el caso de inhibición permanente e invariable, en el que la actividad de la corteza es tan rica; por ejemplo, en todos los casos en que el establecimiento del estímulo condicionado inhibidor provoca una inhibición de los elementos corticales directamente y sin que preceda una fase de excitación, como, por ejemplo, en el caso de la diferenciación e inhibición condicionada. El problema planteado por la inhibición de otro tipo es todavía mucho más complicado si recordamos que, aquellos puntos de la corteza, que son centro de tal inhibición directa, no son transformados nunca en centros de excitación, incluso cuando los experimentos son interrumpidos por semanas y meses.

LECCIÓN 15

Inhibición interna y sueño como procesos semejantes en relación a su mecanismo íntimo.

En la última lección, hemos llegado a la importante conclusión de que, bajo la influencia de los estímulos condicionados, los elementos corticales entran invariablemente, tarde o temprano, en un estado de inhibición. Cuando las repeticiones son muy frecuentes, esto sucede muy prontamente, y ello debe ser considerado como la impresión del hecho de que los elementos corticales, que representan el punto más alto del desarrollo del sistema nervioso, son extremadamente sensibles y, por consiguiente, se agotan con relativa facilidad. El desarrollo progresivo de la inhibición, que por sí mismo no puede ser considerado como un agotamiento funcional, sino que es un resultado del agotamiento, asume el papel de un protector de los elementos corticales, previniendo su excesiva fatiga o destrucción funcional peligrosa de esta delicada estructura. Durante el período en que las células se encuentran en estado de inhibición, estando libres de actividad, los elementos corticales recobran su estado normal. Esto se aplica igualmente a todas la células de la corteza y, por consiguiente, bajo condiciones en las que un gran número de puntos corticales entran repetidamente en un estado de excitación, es de esperar que la totalidad de la corteza entrará, tarde o temprano, en un estado de inhibición. Tal estado de extensa difusión de la inhibición tiene lugar exactamente de la misma manera que en el caso de los elementos corticales individuales y es familiar a todos en el estado diario del sueño. La completa y continua prueba de este tema está en los resultados de nuestros veinticinco años de trabajo sobre la función de los hemisferios, y actualmente no hay parte alguna de la fisiología de los hemisferios que haya sido estudiada como ésta por el

método de los reflejos condicionados. La somnolencia y el sueño de nuestros animales de laboratorio, y que pudimos observar desde el comienzo de nuestro trabajo, ha sido tema obligado de nuestra atención continuamente. Esto nos ha llevado a reunir un inmenso número de hechos que en las diferentes fases de nuestra experimentación han recibido también diferentes interpretaciones. Sin embargo, ya hace muchos años que todas estas interpretaciones variadas han sido fusionadas en una final, que armoniza todos los hechos a nuestra disposición. Esta conclusión es, en esencia, que el sueño, y lo que nosotros llamamos inhibición interna es un mismo proceso.

La condición fundamental de la aparición y desarrollo de la inhibición interna y el sueño es exactamente la misma. Consiste en la acción aislada repetida, y prolongada por más o menos tiempo, de un estímulo condicionado que produce una excitación de los elementos celulares de la corteza cerebral. En todos los casos de inhibición interna que nosotros hemos encontrado desde la 4.ª a la 7.ª lección, la somnolencia y el sueño acompañaban continuamente en nuestros animales a ese estado de inhibición interna. En el caso de la extinción de un reflejo condicionado, algunos animales, incluso a la primera extinción, mostraban, no solamente una desaparición de las reacciones motora y secretoria correspondientes condicionadas, sino también un embotamiento en comparación con el estado normal de los animales antes de la extinción. La repetición de la extinción en el curso de cierto número de días, incluso si todos los estímulos condicionados fueron reforzados entre tanto, conduce en cada caso a una clara somnolencia o incluso al sueño del animal, aun cuando tales síntomas no hubiesen sido previamente observados. Lo mismo acontece, pero no en gran extensión, en el desarrollo de la diferenciación. Tomemos un ejemplo. Un animal tiene reflejos condicionados a diferentes estímulos, incluyendo uno a un tono musical definido. Durante la totalidad del período de experimentación, el animal permanece alerta. El desarrollo de una diferenciación a un tono próximo al estímulo positivo da lugar a que el animal durante el proceso caiga en somnolencia. Esta somnolencia aumenta gradualmente y a menudo conduce a un sueño profundo con relajación de todos los músculos esqueléticos, ronquidos del animal, de tal manera, que si ahora se administra otro estímulo condicionado positivo y se refuerza con comida, es necesario sacudir fuertemente al

animal e incluso introducirle la comida en la boca para iniciar el acto de comer. Exactamente lo mismo ocurre en el caso del desarrollo de los reflejos largamente retardados (como, por ejemplo, un retardo de tres minutos), de tal manera, que en los primeros períodos de nuestros trabajos esto era insólito para nosotros, y no estando familiarizados con la técnica nos era imposible obtener en algunos animales el reflejo requerido, debido a este estado de sueño. Lo mismo acontece también en el desarrollo de la inhibición condicionada, pero en una intensidad más pequeña.

En todos los casos anteriores de inhibición interna el sueño se desarrolla rápidamente, dependa o no del estímulo condicionado. En el caso de desarrollo lento de la inhibición interna producida por el uso repetido de los estímulos condicionados durante un período de meses o de años, el desarrollo del sueño es proporcionalmente más lento y hablando generalmente, cesa prontamente en uno u otro de los estados intermedios entre el estado de vigilia y de sueño, dependiendo ello del perro empleado. A este respecto, los animales difieren exactamente como ellos difieren respecto a la rapidez de desarrollo de las formas comunes de inhibicion interna.

No es necesario dar ningún ejemplo individual de experimentos sobre esta transición de la inhibición interna al sueño, teniendo en cuenta que todos nuestros experimentos abundan en observaciones que demuestran que la inhibición interna conduce invariablemente al sueño, a menos que no se tomen precauciones especiales. Como prácticamente no existe ningún estímulo, de cualquier intensidad que sea, que bajo ciertas condiciones no pueda estar sujeto a la inhibición interna, así tampoco no hay ninguno que no deje de producir el sueño. Varias excitaciones eléctricas poderosas, aplicadas a la piel cuando ellas son utilizadas como estímulos alimenticios condicionados, conducen, después de varios meses de uso en los experimentos del Dr. Eropeeba a un aumento progresivo de la inhibición interna a despecho de los refuerzos continuos, y en los experimentos del Dr. Petrouva, ellas llegan a ser agentes efectivos que inducen al sueño. De un modo semejante, diferentes agentes externos en su papel de estímulos condicionados caen en un orden idéntico de clasificación, en lo que se refiere a la rapidez con que ellos conducen a la inhibición interna y al sueño. Ya se dijo en la lección precedente que la inhibición interna se desarrolla más rápidamente con los estímulos térmicos y conducen

más difícilmente a este estado de inhibición los estímulos auditivos; de la misma manera, el sueño se desarrolla prontamente con los reflejos condicionados térmicos y más lentamente y menos frecuentemente con los reflejos condicionados auditivos. La acción perturbadora del sueño en el caso de los estímulos condicionados térmicos es tan persistente y tan molesta, que en los primeros períodos de nuestros trabajos encontrábamos con dificultad colaboradores que quisiesen trabajar con esa clase de estímulos.

Finalmente, ya se dijo que la longitud de la acción aislada del estímulo condicionado era un factor que determinaba el desarrollo de la inhibición interna y, por lo tanto, que determinaba igualmente el desarrollo del sueño. En algunos perros, mientras que el reflejo condicionado era retardado sólo diez o quince segundos, el animal permanecía enteramente alerta durante el experimento, y durante años, pero tan pronto como el reflejo fué retardado durante treinta segundos, aparecía la somnolencia y el sueño.

Los resultados de este tipo de experimentos son a menudo verdaderamente sorprendentes por la pronta transición del estado de completa alerta al del sueño fisiológico, debido a un insignificante cambio en las condiciones experimentales. Ejemplos de variable longitud de retardo y de variable precisión de los resultados se pueden encontrar en nuestros experimentos en gran abundancia.

Todos aquellos métodos descritos en las lecciones precedentes, que retardan o impiden el crecimiento progresivo de la inhibición interna, que se desarrollan en el caso de reflejos condicionados repetidos frecuentemente, no obstante su constante refuerzo, pueden ser utilizados con igual eficiencia con el fin de resistir al sueño.

En este punto la discusión, surgen, naturalmente, las cuestiones siguientes: Si el sueño coincide en su aparición y desaparición con la inhibición interna, ¿cómo es que la última juega tan extremado e importante papel durante el estado de vigilia del animal, sirviendo para el mecanismo más delicado fisiológico de equilibrio entre el organismo y el medio que le rodea? A mi modo de ver, todos los hechos que han sido dados en las presentes lecciones deben alejar toda duda a este respecto. La inhibición interna, durante el estado de alerta, no es nada más que un sueño parcial, un sueño de los grupos separados de células, y el sueño en sí no es más que la inhibición interna que se extiende por entero a toda la masa de los hemisferios y que envuelve también a los centros situados más aba-

jo. Así la inhibición interna en el estado de alerta del animal representa una disminución regional del sueño, que está combinada con procesos antagónicos de excitación. Tal antagonismo ha sido ya considerado en las lecciones sobre el mosaico funcional de la corteza y sobre la actividad analizadora.

En el caso de la extinción, el desarrollo del sueño es prevenido solamente si después de la extinción el estímulo condicionado es sistemáticamente reforzado y la extinción no se repite demasiado a menudo. En la diferenciación de estímulos, el desarrollo de la inhibición interna, que tiende al principio a ser acompañada por el sueño, puede, sólo en definitiva, ser restringida a su analizador, intercalando el estímulo condicionado inhibidor entre repetidas aplicaciones del estímulo condicionado positivo. De esta manera el proceso de excitación cuando es repetido, provoca un proceso antagónico que impide la extensión universal de la inhibición interna.

Exactamente lo mismo se observa en el caso de la inhibición condicionada y de la inhibición de retardo. En todos estos casos, si el experimento se conduce según lo premeditado, la somnolencia y el sueño aparecen sólo como fases eventuales durante la época en que la demarcación fisiológica entre las áreas de excitación e inhibición no se ha establecido por completo todavía. Sin embargo, tan pronto como las condiciones de los experimentos conducen al predominio de la inhibición, el sueño aparece de nuevo.

El siguiente es un ejemplo de lo más demostrativo. En la lección sobre el mosaico funcional, se hizo mención de un perro en el que un tono servía como estímulo a un reflejo condicionado positivo, mientras que 20 tonos vecinos, por encima y por debajo de la escala, fueron diferenciados como estímulos para reflejos condicionados negativos. Este animal no se inclinó nunca a la somnolencia o al sueño cuando se mantuvo un equilibrio entre el número de repeticiones de los estímulos condicionados positivo y negativo, y bajo estas condiciones el perro mostró siempre reflejos completos a las aplicaciones del estímulo positivo.

Sin embargo, tan pronto como, los tonos inhibidores fueron utilizados varias veces sucesivas, el perro caía pronto en un estado de sueño, del que no salía incluso con los más poderosos extraestímulos. Cuando se volvió de nuevo a la interposición de los estímulos condicionados negativos entre las aplicaciones de los positivos, nunca se pudo observar el desarrollo del sueño. A este res-

pecto tales experimentos, como ya se dijo, en relación con el carácter de mosaico de las funciones corticales, especialmente aquellos que se relacionaban a la utilización de los estímulos táctiles, son muy instructivos.

A despecho de una tendencia de los reflejos condicionados táctiles, a favor del desarrollo de la somnolencia y del sueño, el perro utilizado por el Dr. Koupauglof nunca mostró ningún signo de somnolencia, aun cuando en este perro se practicó durante dos años un mosaico táctil condicionado. Esto fué claramente debido a que la inhibición era constantemente limitada y refrenada en su irradiación por los procesos excitadores antagónicos. Otro método de combatir cualquier amplia irradiación de la inhibición, es aumentar el número de estímulos condicionados positivos, y así moderar la irradiación de la inhibición desde sus puntos iniciales de desarrollo.

Las siguientes observaciones del Dr. Petrof, que se ha ocupado de este sujeto, son de lo más complicado. Se estableció un reflejo alimenticio de largo retardo al sonido del metrónomo, sin el previo establecimiento de un reflejo simultáneo: la longitud del retardo fué de tres minutos. Durante varios días el perro se hizo cada vez más somnoliento, y finalmente, cayó en un estado de sueño profundo. Claramente la inhibición que se desarrolló durante el primer período de acción del metrónomo fué tan poderosa, que previno el desarrollo de la fase de excitación que normalmente precede al refuerzo.

Cinco nuevos agentes fueron ahora utilizados para desarrollar un reflejo alimenticio condicionado; estos agentes, juntos con el estímulo original, se les hizo actuar durante cinco segundos antes del refuerzo. La somnolencia desapareció prontamente, y todos los reflejos se desarrollaron con facilidad. El retardo, antes del refuerzo, se extendió ahora gradualmente en todos los seis reflejos por cinco segundos durante cada día. Correspondiendo al aumento en el retardo antes del refuerzo, el período latente de los reflejos se hizo más largo, y finalmente, sin ninguna interferencia de sueño, seis reflejos de largo retardo se establecieron firmemente, y todos, con un período preliminar de inhibición de un minuto a minuto y medio. El proceso de excitación originado en seis puntos diferentes de la corteza, permitieron a la inhibición desarrollarse sólo gradualmente, limitándola en el tiempo y en el espacio y previniendo el desarrollo del sueño.

Al mismo grupo que al último pertenecen algunas otras observaciones, que fueron hechas sólo en pocos perros, todos los que fueron fácilmente sujetos a la inhibición. Estos perros desarrollaron la somnolencia y el sueño simplemente con la limitación de movimientos cuando se les colocaba en la mesa de operaciones. El sueño pudo ser evitado por algún tiempo haciendo los experimentos, y estando los animales libres sobre el suelo. Es probable que bajo estas últimas condiciones, los estímulos procedentes del aparato motor y de la piel, fuesen otros tantos focos de excitación en la corteza, que actuaran contra la extensión de una amplia irradiación de la inhibición condicionada. Sin embargo, todavía otro factor, quizá de la mayor importancia, toma indudablemente parte, y sobre ello volveremos más tarde.

Lo que hemos visto en los elementos corticales, con relación al desarrollo de la inhibición interna, bajo la influencia de los estímulos condicionados, puede observarse también en la misma extensión, en el caso de la excitación de los elementos corticales por agentes que no tengan la significación fisiológica especial condicionada. Como ya se dijo anteriormente, entre todos los reflejos diferentes, el reflejo investigador tiene una importancia especial. Este reflejo tiene un punto de apoyo en las células de la corteza y en las de las partes más profundas del cerebro. En el animal normal, el reflejo es producido indudablemente con la cooperacion activa de la corteza cerebral. Esta opinión es apoyada por la exquisita sensibilidad del reflejo, pues es provocado por el cambio más pequeño en las condiciones que rodean al perro. Esto es sólo posible por la presencia de una alta actividad analizadora de la corteza cerebral, e inaccesible por completo a las partes más bajas del cerebro.

El reflejo investigador, como es sabido, se debilita invariablemente con la repetición, y acaba, finalmente, por desaparecer. Experimentos especiales realizados en mi laboratorio por el profesor Popof, demuestran que la desaparición del reflejo investigador está fundamentada en el desarrollo de la inhibición, y es en todos los detalles análoga a la extinción de los reflejos condicionados.

Si el agente que es responsable del reflejo investigador cesa, la repetición a frecuentes intervalos de tiempo, durante un experimento aislado, provoca la reacción motora correspondiente, y una prolongación del intervalo en el mismo experimento, restaura la reac-

ción exactamente como en el caso de los reflejos condicionados extinguidos. De modo semejante, un reflejo investigador definido que haya desaparecido, debido a la repetición de los estímulos, se restablece temporalmente por una aplicación de algún nuevo extraestímulo que provoque algún otro reflejo investigador.

Se deduce, por consiguiente, que el reflejo investigador extinguido sufre la desinhibición exactamente como los reflejos positivos en el caso de la inhibición interna. Si el reflejo investigador a un agente definido es evocado repetidamente en el curso de un número de días, desaparece permanentemente lo mismo que un reflejo condicionado no reforzado sistemáticamente. Finalmente, tal reflejo investigador extinguido puede restablecerse temporalmente por administración de un estimulante (cafeína), exactamente, como por ejemplo, en el caso de los reflejos diferenciados condicionados. La inhibición del reflejo investigador conduce, invariablemente, a la somnolencia y al sueño, incluso mucho más fácilmente que la inhibición del reflejo condicionado. En los siguientes experimentos del Dr. CHECHOULIN, el desarrollo de la inhibición y el sueño, en el caso del reflejo investigador, fué estudiado por medio de los estímulos condicionados.

El perro utilizado para estos experimentos tenía establecido un reflejo alimenticio condicionado al sonido de un silbato. El silbido, el sonido del *glu, glu*, y el estímulo táctil de la piel y otros estímulos fueron todos aplicados, por primera vez, para provocar el reflejo investigador.

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Período latente.	Observaciones.
4 h 07′ . . .	Silbato.	3	3″	Reforzado.
15′ . . .	Idem.	3	3″	Idem.

Comenzando ahora a las cuatro y veintiuno, el sonido del *glu, glu* fué repetidamente aplicado durante períodos de treinta segundos y a intervalos de dos minutos. Durante las tres aplicaciones primeras hubo movimientos de orientación del animal en la dirección del sonido, y estos movimientos se hicieron gradualmente más débiles. A la cuarta aplicación se observaron signos de somnolencia. A la octava repetición el sueño fué interrumpido a dife-

rentes momentos del estímulo. Durante la octava y novena estimulación, todos los movimientos del animal desaparecieron.

A las cuatro y cuarenta y tres, el sonido del *glu, glu* fué aplicado durante diez segundos, y después se adicionó el silbato por treinta segundos. Esto no dió lugar ni a reacción motora, ni secretoria, y el sueño continuó. La administración de comida despertó al animal, pero inmediatamente después el perro se hizo somnoliento. El experimento con el estímulo condicionado continuó de la manera que sigue:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Período latente.	Observaciones.
4 h 53′ . . .	Silbato.	2 ½	8″	Reforzado.
5 » 02′ . . .	Idem.	3	7″	Idem.

Debemos hacer notar que en este perro no se observó nunca el sueño durante los experimentos corrientes con reflejos condicionados. En los experimentos siguientes, nuevos agentes dieron lugar al reflejo investigador, y se repitieron hasta la obtención del sueño, o en algunas ocasiones hasta el estado de desaparición de la reacción motora. Veintiún días después de los experimentos, se utilizaron estímulos táctiles de la piel como extraestímulos para el reflejo investigador. El experimento procedió de la manera siguiente:

TIEMPO	Excitador condicionado de diversas duraciones.	Segregación de saliva en gotas	Período latente.	Observaciones.
2 h 05′ . . .	Silbato 5″	—	—	Reforzado.
12′ . . .	Idem, 30″.	6	5″	Idem.
21′ . . .	Idem, 5″	—	—	Idem.

El reflejo condicionado en el anterior experimento fué reforzado dos veces y la acción del estímulo fué sólo de cinco segundos con el fin de mantener la intensidad normal del reflejo hasta el fin del experimento. A las cuatro y veinticinco se hizo la aplicación de un estímulo cutáneo táctil durante treinta segundos, y aplicaciones semejantes fueron repetidas a intervalos de un minuto. Durante las tres primeras aplicaciones, el animal volvía la cabeza hacia el lado

de la piel, en donde se había aplicado el estímulo táctil. Durante la cuarta y quinta repetición, no hubo ninguna clase de movimientos, pero tampoco somnolencia del animal.

Ahora, a las cuatro y treinta y dos y medio minutos, el estímulo táctil fué aplicado sólo durante diez segundos, y después se le adicionó el silbato, y ambos estímulos fueron aplicados juntos durante treinta segundos. Quince segundos después del comienzo de la acción del silbato hubo un comienzo de secreción salival, pero durante el período siguiente de estímulos sólo se recogieron dos gotas. El experimento continuó de la siguiente manera:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Período latente.	Observaciones.
2 h 45' . . .	Silbato.	5	7"	Reforzado.

Los experimentos demuestran que la repetición del componente motor del reflejo investigador, disminuye gradualmente, y que continuando la repetición, se desarrolla la somnolencia que se hace cada vez más profunda, si bien en algunos experimentos antes de la somnolencia el estímulo permanece durante un cierto intervalo de tiempo aparentemente sin efecto. Sin embargo, la superposición de un estímulo condicionado a un extraestímulo, demuestra que durante la totalidad del período de esta aparente falta de efecto, el agente investigador ejercía una influencia inhibidora. (El experimento con el estímulo táctil como extraestímulo.)

Esta inhibición del estímulo condicionado no fué debida a inhibición interna, como se demuestra, porque como ya vimos en la lección 6.ª, al estudiar la acción del reflejo investigador sobre un reflejo condicionado retardado, el reflejo investigador, cuando es muy pequeño, desinhibe, pero no inhibe el reflejo condicionado. Es claro, por consiguiente, que la inhibición y sueño se desarrollan como un resultado de la repetición del reflejo investigador; en el primer caso, conduciendo a la disminución, y en último término, a la desaparición del reflejo condicionado (experimentos con el sonido del *glu*, *glu*).

Lo mismo pudo ser demostrado también en experimentos realizados sobre perritos (experimentos del Dr. ROSENTHAL). La repetición monótona de un estímulo bajo condicionados constantes hace

caer a estos perritos muy prontamente en un estado sorprendente de sueño. Además, yo pienso que es muy corriente en personas de una vida intelectual no muy intensa, que caigan fácilmente en un estado de sueño bajo la acción de estímulos monótonos repetidos. Esto quiere decir que los elementos corticales definidos que reaccionan a estímulos externos muy repetidos se fatigan funcionalmente y pasan a un estado de inhibición que, en ausencia de una excitación contraria de otros lugares del cerebro, se extiende dicha inhibición a la totalidad de los hemisferios y conduce al sueño. La extrema rapidez con que los elementos celulares corticales sufren la fatiga funcional y caen en un estado de inhibición contrasta con la persistencia de la función de los elementos celulares de la médula bajo idénticas condiciones. Experimentos realizados en nuestro laboratorio por el Dr. Zelíony demuestran que mientras en un perro normal desaparece prontamente un reflejo investigador a un sonido definido, el mismo sonido con un perro con los hemisferios extirpados, bajo idénticas condiciones, persiste por mucho tiempo, aunque se repita un número grande de veces.

Volvamos de nuevo a los reflejos condicionados. El desarrollo de la inhibición con su expresión última en forma de sueño es debida a la fatiga funcional de los elementos celulares de la corteza. Esto fué demostrado por las siguientes observaciones que fueron hechas repetidamente en nuestro laboratorio. En perros en los que fué extirpado quirúrgicamente un analizador, los estímulos condicionados positivos referidos a este analizador no pudieron continuarse, incluso por un corto espacio de tiempo, sin que ellos adquirieran rápidamente propiedades inhibidoras.

Muy a menudo ellos no poseían ninguna acción preliminar positiva, sino que se comportaban como estímulos inhibidores desde el comienzo. Este fenómeno es especialmente constante y fácil de demostrar en el caso del analizador cutáneo. Después de la extirpación del *gyrus coronarius* y del *estosilvyus* anterior, los reflejos positivos a la excitación táctil de las extremidades de la pelvis y de la espalda fueron reemplazados durante varios meses por reflejos inhibidores. Que los reflejos fueron ahora verdaderamente inhibidores, se comprobó por el hecho de que los reflejos condicionados positivos relacionados con otros analizadores mostraron su efecto completo normal antes de la aplicación de un estímulo táctil, pero disminuyeron en su efecto positivo y lo perdieron por comple-

to después de la aplicacion del estímulo condicionado táctil. Al mismo tiempo, estímulos táctiles producen fácil y prontamente el sueño en perros que antes de la operación nunca cayeron en ese estado en respuesta a estímulos táctiles. Estos hechos asumían a menudo la forma siguiente extremadamente interesante. Un estímulo táctil que fué aplicado a la parte de superficie cutánea relacionada con la porción extirpada del analizador conduce a la inhibición y al sueño; pero el mismo estímulo aplicado a la piel correspondiente a la porción no extirpada del analizador, da por completo su efecto positivo, conduciendo al animal a un estado completo de alerta (experimentos del Dr. KRASNOGORSKY, Dr. ROSENKOF y Dr. ARCHANGELSKY). Al mismo grupo de observaciones pertenecen las que se hicieron en nuestro laboratorio durante el período de hambre en Rusia, hace unos años. Los animales medio hambrientos no podían ser utilizados para experimentos con reflejos condicionados, teniendo en cuenta que todos los estímulos condicionados positivos adquirían propiedades inhibidoras, y los perros invariablemente caían en un estado de sueño cuando se les aplicaba los estímulos condicionados. Se veía claramente que el estado de mala nutrición de los perros afectaba la resistencia funcional de los elementos corticales (experimentos del Dr. FROLOF, del Dr. ROSENTHAL y otros).

En los ejemplos enumerados anteriormente hemos visto sólo casos de transición, de la inhibición al sueño; pero el caso contrario también puede ser observado, es decir, del sueño pasar a la inhibición. He aquí un ejemplo. Se establece un reflejo condicionado retardado por tres minutos. El animal es colocado en la mesa de operaciones y está completamente alerta; pero tan pronto como el estímulo condicionado es aplicado el animal se hace somnoliento y no se provoca la secreción salival durante el curso de los tres minutos. Cuando la comida se da al final del tercer minuto, el animal la toma muy lentamente. El estímulo es repetido varias veces en el mismo experimento con las variaciones usuales de intervalo entre las aplicaciones; a cada estímulo el perro se hace más alerta y la secreción aparece al principio hacia el final del tercer minuto. Cuando se repite la estimulación, la secreción aumenta y, finalmente, el período de tres minutos de estimulación se divide él mismo en dos partes iguales. En la primera parte no hay secreción, aun cuando el animal permanezca enteramente alerta; en la segunda parte existe una secreción copiosa, y al final de la estimulación, el animal

toma la comida prontamente y come con avidez. En este caso la inhibición, ampliamente irradiada (sueño), que aparece al comienzo, debido a la preponderancia de la inhibición iniciada durante la primera parte de la acción del estímulo condicionado, se concentra gradualmente en una inhibición restringida. Esta concentración de la inhibición es realizada por la influencia de la excitación progresivamente aumentada, determinada por la segunda parte de la acción del estímulo condicionado y por el efecto desinhibidor de refuerzo.

Sucede a veces que lo contrario, es decir, un reemplazo puro de la inhibición por sueño, se obtiene con un largo retardo de tres minutos o incluso con retardo corto de treinta segundos. El animal que previamente estaba en un estado de alerta en la mesa de operaciones, durante el experimento, cae ahora en sueño cada vez al comienzo de la acción del estímulo condicionado; el animal está con los ojos cerrados, la cabeza caída, el cuerpo relajado y emite ocasionalmente algún sonido de ronquido. Después de un lapso de tiempo definido, en el caso de retardo más corto de veinticinco segundos o de más largo retardo de uno y medio a dos minutos, el animal despierta espontáneamente y muestra una reacción alimenticia motora y salival muy neta. Resulta claro que en este caso una inhibición que está concentrada es reemplazada por una inhibición difundida, esto es, por el sueño.

Finalmente, puede también demostrarse (experimentos del doctor Poursikof) que la adición de dos distintas y diferentes inhibiciones conduce al sueño. Por ejemplo, el perro tiene un reflejo condicionado bien establecido y largamente retardado al sonido del metrónomo; la longitud del retardo es de tres minutos. No existe secreción salival durante los primeros dos minutos de estimulación, pero al final del segundo minuto la secreción aparece y alcanza un máximo hacia el final del tercer minuto. Un extraestímulo, un sonido débil de silbido, se hace acompañar ahora al estímulo condicionado. El sonido del silbido desinhibe la fase inhibidora del reflejo, observándose una débil reacción motora en forma de un reflejo investigador. El reflejo condicionado es reforzado. A la repetición de esta combinación, no sólo desaparece el reflejo investigador al silbido, sino también el reflejo alimenticio, y el animal se hace somnoliento. Este experimento sólo puede ser interpretado de la siguiente manera: el reflejo investigador al sonido sufre la extinción

a su primera aplicación, y ahora, por consiguiente, el sonido del silbido inicia un proceso inhibidor. Este proceso inhibidor, sumado a la fase inhibidora del reflejo retardado, le intensifica en tal medida, que la fase excitadora del reflejo no puede desarrollarse, siendo reemplazada por la somnolencia general del animal. Que esta es la verdadera interpretación del experimento, resulta demostrado por las consecuencias. La próxima repetición del estímulo condicionado conduce, sin la adición del silbido, a un reflejo regular retardado con sus dos fases bien pronunciadas y al repetir después esta combinación del metrónomo con el silbido, el reflejo condicionado de nuevo desaparece, apareciendo en su lugar un estado de somnolencia. He aquí los resultados del experimento:

TIEMPO	Excitadores en el curso de tres minutos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
4 h 52'. . . .	Golpes de metrónomo más silbido	0-3-3 1/2-1-0-3 3 1/2	Movimiento insignificante con el silbido.
5 h 05'. . . .	Idem.	0-0-0-0-0-0	No hay movimiento: somnolencia.
15' . . .	Golpes de metrónomo. .	0-0-0-0-1-9	
28'. . . .	Golpes de metrónomo más silbido	0-0-0 0-0-0	Somnolencia.

Debo llamar la atención sobre lo siguiente. Es evidente que el anterior experimento, junto con el mencionado anteriormente del Dr. CHECHOULIN, revela todavía otra fase en la acción del extraestímulo sobre los reflejos condicionados. Un poderoso extraestímulo, como ya se hizo notar en la lección 6.ª, da lugar al principio a través de un reflejo investigador, a una completa inhibición del reflejo retardado. La repetición, cuando el reflejo investigador se debilita considerablemente, da lugar, sólo, a la desinhibición de la primera fase del reflejo retardado. Finalmente, como ya hemos visto, el extraestímulo inhibe de nuevo el reflejo, pero ahora por otro mecanismo; él se hace por sí mismo un estímulo por una directa iniciación de una inhibición en la corteza cerebral. Un débil extraestímulo, como fué demostrado por el experimento del Dr. FOURSIKOF, da lugar al principio a un débil y transitorio reflejo investigador, y así conduce en sus primeras aplicaciones a la desinhibición del reflejo

retardado. Después, el débil extraestímulo por sí mismo inicia una segunda, y ahora directa, inhibición.

Las siguientes propiedades generales de la inhibición y el sueño también apoyan nuestro punto de vista, así como su identidad. En las lecciones precedentes se han dado muchas pruebas para establecer el hecho de la irradiación y concentración del proceso inhibor en la masa de la corteza cerebral, y fué mostrado que el desarrollo de la inhibición fué extremadamente lento, midiéndose por minutos. Además, varía en relación a los diferentes animales y a las diferentes condiciones. El sueño no se desarrolla instantáneamente. Nosotros sabemos, por nuestra propia experiencia, cómo la somnolencia y el sueño nos dominan sólo gradualmente y cómo ellos se extienden a veces de un modo lento y con dificultad. Muchos investigadores han estudiado experimentalmente el problema de la gradual participación de la actividad de los diferentes órganos de los sentidos y sus más complejas concomitancias mentales. Nosotros sabemos también cuán variable es este proceso en los diferentes hombres y cuánta diferencia existe entre las diferentes personas en la rapidez para dormirse o despertarse, habiéndose observado también la misma variabilidad en los animales experimentales. Además, durante nuestras lecciones se han mencionado constantemente cómo la inhibición, que al principio se desarrolla con dificultad, pronto se produce con mayor facilidad debido a la práctica y repetición de los diferentes métodos puestos en práctica para desarrollar la inhibición. Exactamente, de la misma manera, los extraestímulos y los estímulos condicionados que al repetirse dan lugar a un estado de sueño, con la práctica de ellos cada vez sucede esto con mayor facilidad.

Lo siguiente es de especial interés. Como ya se ha dicho previamente, la inhibición conduce a la excitación. Correspondiendo con esto, en algunos animales en los que la fase inhibidora del reflejo retardado es reemplazado por el sueño, la aparición del sueño, es, en algunas ocasiones, precedida por un corto período de una pequeña, pero bien definida, excitación general del animal. El fenómeno es todavía más claro y constante cuando el sueño es desarrollado por la acción prolongada y repetida de algún extraestímulo neutro. Se ha observado a menudo en los experimentos del Dr. Ronsenthal que, cuando los estímulos neutrales provocan una somnolencia definida en un perrito, el animal, antes de caer en sueño, pasa

por una fase de excitación, durante la cual se mueve, se agita, se rasca y ladra sin causas justificadas. Lo mismo he podido observar en el sueño de los niños, habida cuenta de las naturales diferencias. Resulta legítimo considerar tal fenómeno como un estado de la inducción. La excitación en la etapa inicial de anestesia puede, quizá, ser interpretada desde este punto de vista.

Me parece que los hechos reseñados en la lección presente pueden ser tomados como pruebas suficientes de la opinión de que el sueño y la inhibición interna son fundamentalmente el mismo proceso. Personalmente yo no conozco ningún hecho en todas nuestras investigaciones que pueda contradecir esta concepción. Es de deplorar, sin embargo, que nosotros no tengamos a nuestra disposición ningún método gráfico para registrar el proceso del sueño. A este propósito, yo intenté en algunas ocasiones aplicar un registro gráfico de la posición de la cabeza del animal. Una perfección de los métodos de registro gráfico del sueño es de desear en el momento presente para tener a nuestra disposición un medio de registrar cuantitativamente este proceso.

Todos los detalles de nuestra existencia diaria están de acuerdo con la interpretación anterior del sueño. Nuestro trabajo diario, en algunos casos monótono, en otros extremadamente variado, en todo caso ha de determinar la aparición del sueño. Un estímulo prolongado de un mismo punto en la corteza conduce a una grande y profunda inhibición, y ésta irradia ampliamente, alcanzando la totalidad de la corteza y de las partes bajas del cerebro. En el caso de la actividad variada, si bien no se dan puntos de la corteza que alcance una profunda inhibición, su gran número conduce a una inhibición ampliamente distribuída; así que una irradiación, por pequeña que sea, afecta también a todas las partes del cerebro. Indudablemente, una gran cantidad de excitaciones que cambien rápidamente de lugar, pueden alejar el proceso de inhibición, y, por consiguiente, el sueño. Un ritmo bien establecido en la alternativa de vigilia y sueño y sueño y vigilia, pueden determinar un comienzo de sueño sin una fatiga suficiente de la célula de la corteza cerebral. Ambos casos tienen una ilustración suficiente en nuestros experimentos, en las relaciones análogas entre los procesos de excitación y de inhibición.

LECCIÓN 16

Fases de transición entre el estado de vigilia y el de sueño completo. Fases hipnóticas.

En la última lección tratamos de una serie de hechos que demostraban que el sueño no es más que una inhibición interna que se ha difundido continuamente (esto es, sin intervención de campos de excitación) sobre la totalidad de la corteza, y que ha descendido también a partes más inferiores del cerebro.

Como sabemos, la propagación de la inhibición es un proceso gradual que abarca primeramente un área pequeña y después un área mayor, de lo cual nosotros debemos esperar extensiones e intensidades diferentes del sueño; en otras palabras, estados de transición entre la vigilia y el sueño completo. Tales estados de transición existen, en realidad, y nosotros tendremos muchas oportunidades de observarlos y de producirlos experimentalmente.

En nuestros experimentos hemos tenido que tratar, no sólo con las formas corrientes de sueño, que son evidenciadas por una ausencia de la función normal de la corteza y una relajación de los músculos esqueléticos (oclusión de los ojos, inclinación de la cabeza, extremidades semiflexionadas y el cuerpo caído pasivamente), sino también con una forma completamente diferente y que puede ser considerada como una condición especial de los músculos esqueléticos. En esta forma la actividad de los hemisferios está también completamente ausente; todos los estímulos condicionados quedan sin efecto, y estímulos extraños diferentes, excepcionalmente poderosos, no provocan ninguna reacción. No obstante, el animal conserva su postura de vigilia; él está de pie, con los ojos inmóviles y abiertos, la cabeza en alto, las extremidades extendidas, y así continúa durante minutos y aun durante horas. Si se cambia la posición de una extremidad, esta extremidad conserva su nueva posi-

ción. El reflejo flexor, provocado al tocar la planta del pie, toma el carácter de una contractura. La presentación de la comida no da lugar a ninguna reacción, y el animal permanece completamente quieto. Esta forma de inhibición no pudo observarse nada más que en un pequeño número de perros, y actualmente no estamos en posición de definir las condiciones especiales de experimentación o las peculiaridades especiales del sistema nervioso que son necesarias para su producción. Mi colaborador, el Dr. ROJANSKI, ha hecho observaciones muy cuidadosas acerca de la transición de los perros desde el estado de vigilia hasta el estado de sueño; y ha encontrado que el estado que hemos descrito de transición existe en todos los perros, aun cuando ordinariamente, sólo en una forma muy sutil y pasajera.

Parece que la interpretación fisiológica de este estado no presenta dificultades especiales. Nosotros estamos aquí frente a una completa inhibición confinada exclusivamente a la corteza cerebral, sin que haya descendido esta inhibición a los centros que regulan el equilibrio y que mantienen la postura del cuerpo (centros de MAGNUS y KLEIN); en otras palabras, el animal está en un estado de catalepsia. Así, en esta forma de sueño, el plano de demarcación entre las regiones inhibidas del cerebro y las que están libres de inhibición, parecen pasar directamente por bajo de la corteza cerebral. Una demarcación semejante entre áreas excitables y áreas que han sufrido una completa inhibición, puede existir también en otras zonas de la corteza cerebral, dando lugar a lo que puede llamarse sueño localizado. Esta forma de sueño se ve frecuentemente, y nosotros estamos ahora capacitados para producirla experimentalmente. La primera vez fué observada de la manera siguiente (experimentos del Dr. VOSKRESSENSKY). Un perro, con el que habíamos trabajado hasta ese momento, comenzó a caer en un estado de somnolencia, debido a que se le abandonaba frecuentemente en la mesa de operaciones por horas enteras sin aplicarle ningún estímulo condicionado. Indudablemente, la monotonía de la estimulación constante por parte de las mismas excitaciones que rodeaban al animal desenvolvió una inhibición intensa que abarcaba la totalidad del cerebro.

El efecto inhibidor de las excitaciones externas que recibía el animal llegó a ser tan extenso, que la mera introducción del perro en el salón de experimentación daba lugar a un efecto inhibidor inme-

diato, que se hizo todavía más pronunciado después que el animal era colocado en la mesa de operaciones. Era necesario estimular al perro de cualquier manera, para evitar que cayera en un sueño profundo, antes de haber terminado los preparativos para el experimento. Cuando el experimentador abandonaba la sala y cerraba la puerta, con el fin de dirigir el experimento desde fuera, y sin pasar un minuto se aplicaban los estímulos condicionados, el reflejo normal condicionado hacía acto de presencia, dando lugar a una secreción normal de saliva, tomando el perro la comida cuando se le daba. Sin embargo, si, al abandonar el salón, transcurría un intervalo de cuatro o cinco minutos antes de la aplicación del primer estímulo, este estímulo producía ahora el siguiente notable resultado. El efecto secretor condicionado se hacía presente, y la secreción salival se aumentaba de un modo notable cuando se presentaba la comida al animal; éste, sin embargo, no tomaba la comida, si no se le introducía en la boca. Durante este tiempo no se observaba relajación de los músculos esqueléticos. Cuando el intervalo transcurrido era de diez minutos, no se pudieron obtener reflejos alimenticios condicionados, y el animal estaba completamente dormido, con musculatura relajada y respiración acompañada de ronquidos. Sólo una explicación es posible de esta sugestiva observación. La inhibición se habría extendido, en el primer lugar, sólo sobre el área motora de la corteza, así que, la excitación podría ser iniciada por un estímulo condicionado perteneciente a otro analizador, y se extendería a la glándula salival, pero no a los músculos, con un resultado unilateral del reflejo alimenticio, al que faltaba su componente motor. Más tarde, la inhibición se extendió sobre la masa total de la corteza y sobre las partes más bajas del cerebro, dando lugar a un sueño completo con relajación de los músculos esqueléticos. En estos experimentos, las etapas del desarrollo gradual del sueño fueron llevadas a cabo bajo la influencia de la acción prolongada del estímulo neutral sobre los hemisferios; pero, más corrientemente, este efecto apareció como el resultado de numerosas aplicaciones, a veces de un simple experimento de estímulo condicionado positivo o negativo, especialmente si en el último caso, la intensidad del estímulo fué aumentando o el período de aplicación prolongado. Los dos experimentos siguientes sirven de ilustración.

En el primer ejemplo, el sujeto de experimentación fué un perro

que ya ha sido mencionado en lecciones anteriores. Como estímulo alimenticio condicionado positivo, se utilizó un tono de 256 vibraciones, diferenciándose de éste otros sonidos 10 tonos más altos y 10 tonos más bajos de la escala (experimento del Dr. BIERMAN).

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
3h 50'. . . .	Tono de 256 vibraciones.	15	Toma la comida que le dan.
4 » 00'. . . .	» » 246 »	0	Se adormece gradualmente.
05'. . . .	» » 160 »	0	
10'. . . .	» » 640 »	0	
15'. . . .	» » 256 »	9	No toma la comida que le dan.

El segundo ejemplo está tomado de los experimentos sobre un perro, que tiene reflejos condicionados alimenticios constantes y excepcionales. En este caso, la disociación entre la respuesta motora y la secretoria fueron más permanentes, y tenía lugar incluso en experimentos en los que el estímulo inhibidor constante no fué utilizado.

Se estableció un reflejo a la aparición de una pantalla gris, y se realizaron una serie de experimentos, en cada uno de los cuales el nuevo estímulo fué repetido varias veces a intervalos pequeños de tiempo. Se observó ahora que la aplicación de cualquier estímulo antiguo daba lugar a una secreción condicionada considerable; pero el animal no tocaba la comida presentada como refuerzo. (Experimento del Dr. ROSENTHAL).

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
3h 15'. . . .	Golpes de metrónomo. .	5	No toma la comida que le dan.
18'. . . .	Lámparas eléctricas. . .	7	
21'. . . .	Sonido de glu-glu . . .	7	
24'. . . .	Timbre.	7	

Este estado fué independiente de cualquier aplicación de la pantalla gris, y se prolongó durante un considerable tiempo. Durante el experimento el perro permaneció inactivo; pero no había

signos claros de sueño. La comida presentada al animal en la misma mesa, y bajo las mismas condiciones exteriores; pero sin una previa aplicación de un estímulo condicionado, fué tomada con avidez.

La siguiente observación pertenece al mismo grupo de fenómenos. Un perro que servía para experimentos de reflejo alimenticio condicionado, y que no demostró nunca ninguna disociación de los componentes motor y secretorio del reflejo, ni ningún signo de sueño durante su permanencia en la mesa, fué colocado por primera vez frente a un amplio auditorio, con el fin de realizar algunas demostraciones. Las condiciones poco familiares para el perro, a que ahora estaba sometido, produjeron en él una cierta inquietud. Al hacer actuar el estímulo condicionado, se obtuvo el efecto secretorio; pero el perro no tomó comida, y, después de un tiempo relativamente corto, cayó en un profundo sueño con relajación completa de los músculos esqueléticos. Evidentemente, en este caso, el estímulo extraño poderoso, y no acostumbrado, produjo al principio una inhibición parcial, afectando sólo al área motora de la corteza; después la inhibición se extendió sobre toda la corteza, y descendió hasta las partes más bajas del cerebro. Este experimento es completamente semejante a los llamados de hipnotismo animal. Por ejemplo: una inmovilización rápida de un animal, en una posición violenta sobre la espalda, conducía a una inhibición que se extendía en grado variable en los diferentes animales. En algunos casos, se producía una catalepsia completa o parcial (inmovilidad del cuerpo, pero con movimiento de los ojos, cabeza y del cuello); en otros conducía a un profundo sueño. Esto fué observado diferentes veces en nuestro laboratorio. En un animal extremadamente intranquilo, que resistía a las preparaciones para el experimento, al ser movilizado de un modo enérgico, asociando esto a un estímulo mecánico considerable, daba por resultado que el animal caía en sueño casi inmediatamente.

Nosotros vemos, de esta manera, que un sueño parcial o completo puede ser producido por un estímulo neutral débil y continuo, por estímulos vigorosos, pero cortos, y por un estímulo condicionado, ya positivo o ya negativo. Tendré ocasión de tratar de ciertos detalles en la próxima lección.

Los experimentos anteriores demuestran que la difusión de la inhibición en el cerebro, puede ser pequeña o grande, y que existen

diferentes grados de transición en el proceso de la inhibición o, en otras palabras, existen diferentes intensidades de la inhibición difusa (sueño).

En la octava lección he tratado del mecanismo por el que, en el caso de estímulos condicionados simultáneos, un estímulo de un analizador es oscurecido por un estímulo de otro analizador, y vimos que este oscurecimiento puede depender de diferentes intensidades de los estímulos pertenecientes a los diferentes analizadores. Los experimentos que se han realizado desde entonces, han confirmado por entero esta idea. Cuando nosotros producimos, intencionadamente, un cambio considerable en la intensidad de nuestros estímulos condicionados corrientes, haciendo el auditivo más débil y permaneciendo los otros inalterados o haciéndolos más intensos, esto es, haciendo que el estímulo auditivo participe ahora en el complejo estimulador en una extensión más pequeña que el otro estímulo, entonces, una aplicación aislada del estímulo auditivo, produce un efecto mucho más pequeño que la aplicación de cualquier otro estímulo perteneciente al complejo. Los siguientes son algunos de los experimentos relacionados con este asunto.

En un perro, el estímulo simultáneo complejo consistió en una combinación de un estímulo táctil y otro auditivo; el estímulo táctil era muy débil. El estímulo complejo, cuando se hubo establecido, dió de 4 gotas a 4 gotas y media de saliva durante veinte segundos. Cuando se utilizó separadamente el componente auditivo, dió una secreción de 1 gota a 1 gota y media, y el táctil, de 2 y media a 5 gotas. (Experimentos del Dr. RICKMAN.)

En otro perro, el estímulo condicionado simultáneo complejo consistió en la luz de una lámpara incandesceste de 100 bujías y un sonido musical muy amortiguado. El estímulo complejo, bien establecido, dió de 7 a 8 gotas de saliva durante treinta segundos; el estímulo visual sólo dió 5 gotas y el auditivo 2 gotas y media. De una manera semejante, un estímulo cutáneo térmico de 0° C., junto con un tono muy débil, dió, cuando se aplicó él solo, un efecto mucho mayor que el del tono musical. (Experimentos de los doctores GANTT y KOUPALOF.)

Así vemos que la diferencia de intensidad de los reflejos provocados por los varios estímulos condicionados pertenecientes a diferentes analizadores, es determinada por la intensidad del estímulo y no por la diferencia funcional de los elementos nerviosos de los

analizadores. Este experimento nos da un método de comparación de la intensidad de estímulos que pertenecen a los diferentes analizadores.

Una vez tratados estos hechos, podemos comenzar el estudio de las diferentes etapas por las que pasa en su desenvolvimiento la inhibición difundida. El punto de partida para estas investigaciones fué dado por un caso de un estado patológico del sistema nervioso, que se efectuó experimentalmente por medio de una interferencia puramente funcional (no quirúrgica). En las próximas lecciones trataremos de estados patológicos del sistema nervioso producidos experimentalmente; en la lección presente describiré solamente el experimento que indujo a perseguir otras investigaciones en los animales normales.

Se establecieron reflejos alimenticios condicionados (experimentos del Dr. Rosenkof) al sonido de un silbato, al sonido de un metrónomo, al estímulo táctil rítmico de la piel, con el ritmo de 24 por minuto y a la luz de una lámpara eléctrica. Varios reflejos negativos fueron establecidos por diferenciación, incluyendo uno al estímulo táctil del mismo área de la piel a razón de 12 por minuto. Las siguientes tablas indican el resultado del experimento:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
2 h 05'	Excitación mecánica de la piel	5
10'	Silbato	5
21'	Lámparas eléctricas	2
32'	Golpes de metrónomo	5 ½

Sobre la base del razonamiento previo, nosotros distribuímos los estímulos según su intensidad de mayor a menor, silbato, metrónomo, estimulación táctil y lámpara.

El experimento se realizó de la manera siguiente: Se introdujo el estímulo táctil diferenciado entre los diferentes estímulos positivos, siendo aplicado este estímulo táctil a razón de 12 estimulaciones por minuto durante treinta segundos, seguidos sin ningún intervalo por el estímulo táctil positivo de 24 por minuto, y que fué continuado durante treinta segundos y reforzado de la manera usual. Este primer factor produjo un efecto extraordinario. Al día siguiente del experimento, y en los nueve días posteriores, desaparecieron

todos los reflejos condicionados, exceptuando sólo una secreción muy pequeña ocasional. Este período fué seguido por una serie de cambios definidos sucesivos en la actividad condicionada del cerebro. He aquí el resultado de los experimentos:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
11 h 10'.	Silbato.	0
19'.	Idem.	1/2
32'.	Lámparas eléctricas.	3
48'.	Golpes de metrónomo.	1
12 » 06'.	Excitación mecánica de la piel (24 contactos)	5 1/2

El experimento dió como resultado exactamente lo inverso de lo que fué observado durante el estado normal del animal. El estímulo intenso no tuvo efecto o sólo muy pequeño; en cambio, el estímulo más débil tuvo un efecto mayor que normalmente. Todos los estímulos fueron reforzados. Este estado de la corteza fué llamado por nosotros *fase paradójica*. Esta *fase paradójica* continuó durante catorce días, y fué seguida del siguiente cambio:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
10 h 40'.	Excitación mecánica de la piel, 24 contactos	4
48'.	Golpes de metrónomo.	4 1/2
58'.	Silbato.	4
11 » 10'.	Lámparas eléctricas.	4

Esta fué llamada *fase de nivelación*, teniendo en cuenta que los efectos de los estímulos se igualaron. Esta fase de nivelación duró siete días y fué seguida de otra fase, durante la que el efecto del estímulo de mediana intensidad fué grandemente aumentado; el efecto del estímulo intenso fué algo disminuído, y el estímulo débil no tuvo efecto. Después de siete días más, todos los reflejos volvieron a su valor normal. En los siguientes experimentos sobre el mismo problema fueron utilizadas intensidades diferentes de un estímulo positivo. El resultado obtenido fué exactamente comparable

con el resultado de los experimentos previos. Así resulta claro que la diferencia en la reacción a estímulos, en todas esas fases es determinada por la intensidad relativa del estímulo.

De la manera descrita podemos asegurar que las células de la corteza sufren una serie de estados definidos de transición entre la inhibición completa y la excitabilidad normal, estados que son puestos de manifiesto por las reacciones peculiares de los elementos corticales a los estímulos de diferentes intensidades. Después del estudio de estos estados de transición en este estado claramente patológico, surge la cuestión de si los mismos estados podrían hallarse normalmente durante la transición del estado de vigilia al de sueño, e inversamente. Es probable que el caso patológico que acabamos de describir consista solamente en una exageración y prolongación de resultados que en el animal normal fueron pasajeros y no tan evidentes como en el caso con catalepsia. Realizamos experimentos con el fin de obtener resultados positivos definitivos.

Se diferenciaron 20 tonos vecinos de un tono que actuaba como estímulo positivo. Este perro tenía, también entre otros muchos, dos reflejos condicionados positivos que diferían grandemente en intensidad: uno, a un sonido débil, y otro, a un sonido fuerte. La tabla siguiente da la intensidad normal de estos dos reflejos:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
2 h 10'	Chirrido fuerte	12 1/2
20'	Idem, débil	4 1/2
30'	Idem, fuerte	11

El experimento se condujo después de la siguiente manera: Por repetidas aplicaciones de los tonos diferenciados hicimos dormir al perro, aplicando entonces el sonido débil, que no produjo efecto alguno. Se despertó al perro para darle de comer. La próxima aplicación del sonido débil provocó una secreción que era todavía pequeña. El reflejo es de nuevo reforzado. Una tercera aplicación del sonido débil produjo una secreción normal, y en algunas ocasiones hasta superior a lo normal, siendo reforzado de nuevo el reflejo. El sonido intenso era aplicado a continuación; su efecto fué o menor o igual al último efecto del sonido débil. Sólo más tarde, cuando el

estado de vigilia fué alcanzado de nuevo y por completo, fué cuando el sonido intenso provocó su efecto normal y cuando se restauraron las relaciones cuantitativas normales entre los dos reflejos.

He aquí uno de los experimentos recientes:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
2 h 48'	Chirrido débil	15
Tras de esto el perro se adormila por la aplicación de las diferenciaciones.		
3 h 17'	Chirrido débil	1/2
22'	Idem, íd.	3 1/2
26'	Idem, íd.	6
32'	Chirrido fuerte	7
40'	Idem, débil.	5
50'	Idem, fuerte.	10

En algunos experimentos la repetición de estos estímulos, en lugar de conducir a un predominio temporal del efecto del estímulo más débil, dió lugar sólo a una nivelación de los efectos del estímulo intenso y del débil. Evidentemente, durante la dispersión gradual del sueño bajo la acción de comidas pequeñas y repetidas, los elementos corticales pasan a través de una fase paradójica y de una fase de nivelación. Resulta de aquí que estos experimentos son exactamente comparables al caso patológico que fué previamente descrito, exceptuando sólo que el cambio que en condiciones normales se hizo en pocos minutos requirió en el caso patológico varios días.

En otro perro se desarrolló un sueño débil a consecuencia de dos experimentaciones prolongadas. Esto fué acompañado por una desaparición de las diferencias en las intensidades de los reflejos a los distintos estímulos, de tal manera que todos los reflejos condicionados positivos llegaron a igualarse. Con la ayuda de inyecciones de cafeína se puso al perro en condiciones habituales de vigilia, y con esto todas las relaciones normales, entre las intensidades de los diferentes reflejos condicionados, retornaron. Los experimentos del Dr. ZIMKIN son los del cuadro siguiente.

Al día siguiente el animal recibió, por inyección subcutánea, 8 cc. de una solución de cafeína al 2 por 100 dieciocho minutos an-

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
12h 50'.	Golpes de metrónomo.	8
57'.	Lámparas eléctricas.	7 1/2
1h 04'.	Timbre fuerte.	8
11'.	Idem, débil.	8

tes del experimento. En el momento del experimento el animal estaba completamente despierto.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
12h 18'.	Lámparas eléctricas.	7
25'.	Golpes de metrónomo.	10
32'.	Timbre débil	6
39'.	Golpes de metrónomo amortiguados. .	7 1/2
46'.	Timbre recio	8 1/2

El animal que fué previamente mencionado en esta lección, que presentaba una disociación de las reacciones secretoria y motora, fué observado a menudo, durante el período de esta disociación, y se vió que el estímulo condicionado más débil (la lámpara) fué el único que provocó en algunas ocasiones un reflejo salival intenso, dando a veces ambas reacciones una secreción normal y una respuesta motora, aceptando el animal la comida que se le daba. Se ve así que la fase paradójica puede ser observada también en estos casos de una extensión limitada de difusión de la inhibición (experimentos del Dr. ROSENTHAL).

Otro hecho peculiar fué observado en algunos casos de intensa somnolencia. Cuando el estímulo condicionado positivo estaba cerca de perder su efecto, el estímulo negativo, bien desenvuelto, adquiría propiedades excitadoras. Esto lo demuestra el siguiente experimento del Dr. SHISHLO.

Se establecieron reflejos alimenticios condicionados positivos al estímulo táctil del brazuelo y de una pierna y a un estímulo cutáneo térmico de 45° C.; también se estableció otro reflejo a un estímulo condicionado negativo por estímulo táctil de un área definida de la piel del dorso. El efecto del estímulo táctil positivo daba nor-

malmente de 15 a 18 gotas durante un minuto. El estímulo condicionado térmico comenzó a producir el sueño relativamente pronto. El experimento comenzó con una aplicación del estímulo cutáneo térmico que condujo a la somnolencia. Los resultados de los experimentos son los siguientes:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de un minuto.	Segregación de saliva en gotas durante un minuto.	Observaciones.
12 h 29′ . . .	Excitación mecánica del brazuelo	1	El perro, no obstante el refuerzo, estuvo todo el tiempo en estado de somnolencia.
59′ . . .	Excitación mecánica de la pierna	2	
50′ . . .	Excitación mecánica del dorso	12	

Una conversión semejante del estímulo negativo en positivo fué también observada varias veces en condiciones patológicas. A este efecto se le dió el nombre de *fase ultra-paradójica*.

Así resulta evidente que durante la transición del estado de vigilia al del sueño completo, los hemisferios pasan por diferentes estados. Teniendo en cuenta que el sueño no es más que una inhibición interna ampliamente difundida, se podría esperar que en alguna de estas etapas apareciera durante el post-efecto inhibidor ordinario, que fué estudiado ampliamente en las primeras lecciones de la inhibición interna. Un caso investigado de inhibición condicionada parece haber dado los resultados esperados (experimentos del Dr. Bicoff).

Se establecieron cinco reflejos condicionados positivos al sonido del metrónomo, a un tono fuerte, al mismo tono amortiguado, a la aparición de un disco de cartón y a un estímulo táctil de la piel. Se desarrolló una inhibición condicionada a una combinación del sonido de *glu-glu* con la acción del estímulo táctil. Las cifras medias del efecto secretor de los cinco estímulos positivos sacados de un gran número de experimentos fueron en el orden arriba mencionado de estímulos: metrónomo, 22; tono fuerte, 18 y medio; tono debilitado, 16 y medio; disco, 13 y medio, y estímulo táctil, 10 gotas durante treinta segundos. Habiendo sido firmemente establecida la inhibición condicionada, se volvieron a investigar de nuevo todos

los estímulos condicionados diez minutos después de la aplicación de la combinación inhibidora. El metrónomo dió 16 y medio; el tono fuerte, 16; el tono debilitado, 20, y el disco, 18 gotas. Tomando en consideración las interferencias posibles de irradiación de inhibición y de inducción, el único punto de importancia en el caso presente es que el tono más débil dió un efecto sobre lo normal, mientras que el más intenso algo por debajo de lo normal. Este efecto inverso de los tonos intenso y débil puede ser considerado como la prueba de una fase paradójica, teniendo en cuenta que el tono fué el mismo y difería sólo en intensidad, y ambos estímulos, por consiguiente, fueron referidos al mismo punto de la corteza. Actualmente continúan los experimentos con otros tipos de inhibición interna.

En la lección sobre la inducción mutua se expresó la idea de que la inhibición externa puede ser debida a la inducción negativa; es decir, a una inhibición que es inducida en el área cortical vecina al área de excitación. Expresado de otra manera: que el mecanismo íntimo fundamental de la inhibición externa es idéntico al de la inhibición interna. Era de esperar comprobar esta teoría, determinando si la inhibición externa causa cambios semejantes, en las reacciones de la corteza cerebral, a aquellas que han sido descritas en el caso de la inhibición interna. Para este fin fué necesario un estímulo que produjera un efecto prolongado de inhibición externa y para ello se utilizó la introducción en la boca del animal de sustancias repugnantes, que, como ya se dijo, produce un prolongado post-efecto. Los experimentos fueron realizados sobre dos perros en los que se habían establecido reflejos condicionados alimenticios.

En el primer perro (experimentos del Dr. Prolokof), después de la introducción de una solución de carbonato sódico, se investigaron estímulos condicionados, débiles y fuertes inmediatamente a la terminación de la secreción debida al álcali mismo. Se vió que al principio todos los reflejos condicionados fueron inhibidos en la misma extensión, pero que dentro de los quince a veinte minutos próximos los reflejos a los estímulos débiles retornaron a lo normal, o bien excedieron del valor normal, mientras que los estímulos intensos fueron iguales en efecto a los débiles, o quizá en algunos casos de efecto considerablemente menor. He aquí el resultado de unos de los experimentos:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
9 h 46'	Lámparas eléctricas.	0,4
51'	Excitación mecánica de la piel.	6,2
56'	Timbre fuerte.	5

Bajo las condiciones corrientes de experimentación, sin la administración de álcali, el efecto de la campanilla fué de 8 gotas en treinta segundos, mientras que el efecto del estímulo táctil fué de 4 gotas durante treinta segundos.

En el segundo perro (experimentos del Dr. ANOKHIN) hubo, sin embargo, resultados algo diferentes. Después de la introducción en la boca del perro de la sustancia repugnante y la cesación de la secreción resultante se investigaron todos los estímulos condicionados a intervalos frecuentes, y a la terminación de los experimentos demostraron una nivelación en sus efectos. Al mismo tiempo que esto, se observó una disminución en la intensidad de los reflejos. En experimentos de control realizados previamente, los reflejos fueron proporcionados a la intensidad de los estímulos, dando el sonido más intenso de campanilla el efecto mayor y siendo el efecto menor el de la lámpara. En el experimento siguiente se introdujo en la boca del perro una solución de carbonato de sodio y la secreción resultante de saliva continuó por diez minutos.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
11 h 10'.	Lámparas eléctricas.	12,50
15'.	Idem.	10,50
20'.	Timbre débil.	10,50
25'.	Golpes de metrónomo.	6,50
50'.	Timbre débil.	6,80

Si bien los resultados obtenidos en los dos perros parecen corroborar la idea de que la inhibición interna y la externa son fundamentalmente el mismo proceso; la complejidad del problema necesita una repetición y una gran variación de los experimentos con una atención mayor a otra posible interpretación de los resultados.

En el curso de nuestras investigaciones nos interesamos gran-

demente de los efectos que sobre los reflejos condicionados pudieran tener los diferentes narcóticos en la primera etapa de su acción, en la narcosis completa, y de nuevo durante el período de recuperación de las funciones. Para este fin se utilizaron el urétano y el hidrato de cloral. En el caso de la acción de los narcóticos se observaron resultados diferentes a los de la inhibición y fueron los siguientes: Una gradual debilitación de todos los reflejos condicionados, no dando resultado alguno al estímulo más débil. A este estado se le dió el nombre de *fase narcótica*. El experimento siguiente está tomado de las investigaciones del Dr. Lebedinsky.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
10 h 14' . . .	Golpes de metrónomo. .	11	El perro come.
21' . . .	Lámparas eléctricas. . .	3 1/2	Se tambalea y bosteza.
29' . . .	Timbre enérgico	7	Cuelga de las cinchas y come.
38' . . .	Excitación mecánica de la piel	0	Come.
45' . . .	Timbre débil	2	Se incorpora lentamente y come.
53' . . .	Timbre enérgico	0	Duerme; no come.
11 » 06' . . .	Golpes de metrónomo .	0	Idem, id.
13' . . .	Timbre débil.	0	Idem, id.
19' . . .	Timbre enérgico	5 1/2	Se despierta y come.
26' . . .	Excitación mecánica de la piel	0	Come.
35' . . .	Lámparas eléctricas. . .	0	Idem.
45' . . .	Golpes de metrónomo. .	5	Idem.
55' . . .	Timbre débil	9 1/2	Idem.
12 » 00' . . .	Excitación mecánica de la piel	4	Idem.
07' . . .	Timbre enérgico	8 1/2	Idem.
15' . . .	Lámparas eléctricas. . .	6	Idem.
24' . . .	Golpes de metrónomo. .	9 1/2	Idem.
34' . . .	Timbre enérgico	15	Idem.
42' . . .	Timbre débil	10	Idem.
1 » 05' . . .	Excitación mecánica de la piel	5 1/2	Idem.

Los reflejos condicionados positivos fueron establecidos a un

timbre de sonido enérgico, al sonido del metrónomo, al sonido de un timbre débil, al estímulo táctil y a la iluminación intermitente de una lámpara eléctrica. Con referencia a la intensidad de sus efectos, el estímulo fué llevado en el orden siguiente: El animal, después de haber sido colocado en la mesa de operaciones, recibió a las diez, y nueve minutos 2 gr. de hidrato de cloral disuelto en 150 cc. de agua en forma de enema.

Vemos que con el desarrollo de la narcosis el efecto de los estímulos disminuye progresivamente, y al retorno al estado de vigilia; los estímulos recobran progresivamente su efecto condicionado normal. La sola excepción fué la del sonido del timbre débil, que a las once cincuenta y tres produjo un efecto anormalmente largo.

Así, en diferentes animales sanos, y bajo diferentes condiciones, se encontraron muchas fases diferentes de transición en las reacciones de la corteza a los estímulos condicionados. Y ahora surge la cuestión de hasta qué punto todos estos estados, incluyendo la fase narcótica, son peculiares a cada animal bajo las condiciones ordinarias de su vida. Al investigar este problema tuvimos la fortuna de tener a nuestra disposición un tipo de animal de un sistema nervioso especial del que se tratará posteriormente. (Este perro fué utilizado para los experimentos descritos hacia el final de la lección 14.) Este perro se distinguía por su extraordinaria actividad nerviosa bajo condiciones constantes dadas, expresadas en forma de reflejos condicionados, y mereció el calificativo de instrumento vivo que le habíamos aplicado muchas veces. El perro tenía diez reflejos condicionados diferentes, que eran seis de ellos positivos: el sonido de un timbre, el de un metrónomo, el de un silbato, el de la iluminación general de la habitación, el de la aparición ante su vista de un círculo y de un caballo de juguete y cuatro negativos, a saber: golpes distintos de metrónomo, disminución general de la iluminación de la habitación, la imagen de un cuadrado y una liebre de juguete aproximadamente del mismo tamaño y color que el caballo. Por algún tiempo antes del siguiente experimento no se utilizó la campanilla, empleándose casi exclusivamente el estímulo diferenciado del metrónomo. Los estímulos auditivos corrientes dieron una secreción de 30 a 50 por 100 mayor que los estímulos visuales. Después de dos años de trabajo en el laboratorio con este perro, el reflejo condicionado positivo demostró alguna tendencia a disminuir y comenzó a variar en su intensidad negativa, como sucedía fre-

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
	EXPERIMENTO NORMAL.	
10 h 30'. . . .	Golpes de metrónomo.	8
40'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	5
50'. . . .	Silbato.	8
11 h 00'. . . .	Círculo	5
10'. . . .	Golpes de metrónomo.	9
20'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	5
30'. . . .	Silbato.	8
40'. . . .	Círculo	6
	EXPERIMENTO CON LA FASE NIVELADORA.	
9 h 00'. . . .	Golpes de metrónomo.	7
10'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	5
20'. . . .	Silbato.	5
30'. .	Círculo	4 1/2
40'. . . .	Golpes de metrónomo.	5
50'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	5
10 h 00'. . . .	Silbato.	5
10'. . . .	Círculo	4

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.
	EXPERIMENTO QUE DEMUESTRA LA FASE PARADÓJICA Y SU PASE A LA NORMALIDAD.	
10 h 00'. . . .	Golpes de metrónomo.	4
11'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	6
22'. . . .	Silbato.	4
33'. . . .	Círculo	7
45'. . . .	Golpes de metrónomo.	4
54'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	2 1/2
11 h 03'. . . .	Silbato.	9
12'. . . .	Círculo	4 1/2
22'. . . .	Golpes de metrónomo.	9 1/2
33'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	5
	EXPERIMENTO QUE DEMUESTRA LA INHIBICIÓN COMPLETA Y SU TRANSICIÓN A LA FASE NARCÓTICA.	
10 h 00'. . . .	Golpes de metrónomo.	0
09'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	0
19'. . . .	Silbato.	3
31'. . . .	Círculo	0
42'. . . .	Golpes de metrónomo.	3
52'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	0
11 h 03'. . . .	Silbato.	3 1/2
12'. . . .	Círculo	0

cuentemente en el caso de la utilización continua y prolongada de los mismos estímulos condicionados. Durante este estado del animal encontramos todos las fases de transición definidas de la actividad cortical que fueron descritas en esta lección con fases diferentes de la difusión progresiva del proceso inhibidor sobre los hemisferios. Cada una de estas fases, o permaneció constante durante todo el curso de un experimento, o bajo la acción de influencias diferentes, producidas experimentalmente, pasaba a alguna otra fase (experimentos del Dr. SPERANSKY). La única fase que no pudo ser observada en este perro fué la fase ultraparadójica, pero tampoco las condiciones favorecieron la aparición de esta fase, puesto que el animal no cayó nunca en estado de somnolencia visible.

El resultado de estos experimentos están indicados en el cuadro de la página anterior.

Cuando los reflejos se apartan mucho de lo normal son intensificados y corregidos por el método descrito en la lección 14, especialmente, abreviando el intervalo entre el comienzo del estímulo condicionado y su refuerzo. Nosotros tenemos, sin embargo, dos métodos especiales a nuestra disposición, por los que podemos realizar un inmediato intercambio de fase. Uno de estos métodos consiste en la aplicación del ritmo de inhibición diferenciada del metrónomo. Mas probablemente, el efecto de este estímulo inhibidor fué debido a la concentración de la inhibición difusa o a una inducción de los procesos antagónicos de excitación. El segundo método consistió en la aplicación de un extraestímulo que era la entrada del experimentador en la sala del animal. Los siguientes experimentos sirven como ejemplos del efecto de cada uno de estos métodos:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
9 h 50'. . . .	Golpes de metrónomo. .	0	El perro no come.
57'. . . .	Caballo de juguete . . .	0	Idem.
45'. . . .	Diferenciación	0	Idem.
52'. . . .	Golpes de metrónomo. .	4	El perro come.
59'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación .	9	Idem, íd.
10 h 10'. . . .	Silbato.	6 1/2	Idem, íd.
18'. . . .	Caballo de juguete . . .	11	Idem, íd.
30'. . . .	Golpes de metrónomo. .	12 1/2	Idem, íd.
38'. . . .	Círculo	8 1/2	Idem, íd.

La fase de inhibición completa con la ausencia de las reacciones motora y secretoria se transforma en el anterior experimento: primero, en una fase paradójica, y después, en una normal por la aplicación del estímulo inhibidor del metrónomo.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
10 h 00'. . . .	Golpes de metrónomo. .	0	El perro no come.
09'. . . .	Entra el operador y permanece en la habitación con su perro. . .		
09'. . . .	Idem.	9	El perro come.
18'. . . .	Refuerzo de la iluminación de la habitación	3 1/2	Idem, íd.

La presencia del experimentador en la sala donde estaba el animal cambiaba inmediatamente la fase de inhibición completa en normal.

La cuestión de si todas las diferentes etapas en la actividad de los hemisferios pueden ser colocadas según un orden definido y qué clase de orden sea éste, permanece al presente enteramente sin resolver. Un análisis de todos los experimentos a nuestra disposición demuestra que la consecuencia de las diferentes fases fué enteramente variable, y no está claro, por consiguiente, si los estados diferentes de los hemisferios en los distintos animales son estrictamente sucesivos o si transcurren de un modo paralelo. Sólo una experimentación ulterior podrá explicar por qué una fase dada sufre una transición directamente en otra de las fases restantes.

No es posible dudar que todos estos estados diferentes de los hemisferios muestran un estrecho parecido a las conocidas etapas del hipnotismo. La relación entre los resultados experimentales descritos aquí y el hipnotismo, en lo que se refiere al hombre, formará el sujeto de la lección siguiente.

LECCIÓN 17

Los diferentes tipos de sistema nervioso. - Alteraciones patológicas de la corteza cerebral, resultantes de interferencias funcionales.

HASTA ahora hemos tratado de la actividad normal de la corteza cerebral. Hemos hecho notar, de paso, que los experimentos a que fueron sometidos nuestros animales, condujeron en muchas ocasiones a alteraciones crónicas de su actividad normal. Esto ocurrió, principalmente, en las etapas primeras de nuestros trabajos, pues al planear nuestros experimentos, no teníamos la más ligera idea de las limitaciones y resistencia natural de la corteza cerebral. La presente lección estará dedicada a la descripción de aquellas perturbaciones de la alta actividad nerviosa que son de origen puramente funcional, y no debidas a lesiones de orden operatorio o traumático.

Algunas de estas alteraciones se han ido disipando gradualmente bajo la sola acción del reposo; pero en otras ocasiones han sido tan persistentes, que nos han obligado a medidas terapéuticas especiales. En muchas ocasiones fuimos capaces de hacer observaciones durante el período de transición del estado fisiológico normal de la corteza al estado patológico, estudiando al mismo tiempo su terapéutica. Los estados patológicos de los hemisferios en los diferentes animales, debidos a la acción de influencias extrañas, fué muy grande.

La misma influencia perturbadora provoca en algunos perros desórdenes prolongados y severos; en otros, por el contrario, desórdenes débiles y transitorios, y otros perros, por último, permanecen prácticamente inafectados. En muchos casos la desviación de lo normal, producida por el mismo agente causal, tomaba aspectos distintos en los diferentes perros. El tipo y el grado de las altera-

ciones patológicas, desarrollado por una causa definida, estaba determinado primariamente por el carácter individual del sistema nervioso de los animales.

Por consiguiente, antes de describir los diferentes estados patológicos, es importante decir unas cuantas palabras acerca de los diferentes tipos individuales del sistema nervioso de nuestros perros. La investigación sistemática de la alta actividad nerviosa nos ha permitido delinear actualmente ciertos criterios definidos, que cuando se extiendan en lo futuro, conducirán a una exacta definición de los diferentes tipos de sistema nervioso de los animales. Tal criterio, cuando se haya perfeccionado, facilitará grandemente el desarrollo de una investigación experimental, estrictamente científica, de la transmisión hereditaria de los diferentes aspectos de la actividad nerviosa en los animales (1).

Por el momento no puedo yo hacer una clasificación general de nuestros perros. Sin embargo, dos de los tipos, que deben ser considerados como extremos, resaltan ante todo.

El primer tipo nos llamó prácticamente la atención desde el comienzo de nuestras investigaciones, y los experimentos realizados sobre esos animales condujeron a muchas confusiones. Al principio, cuando nosotros todavía no estábamos completamente familiarizados con el problema de los reflejos condicionados, encontramos en los experimentos considerables dificultades, debido, sobre todo, a la somnolencia que se desenvolvía en los animales, a consecuencia de la utilización de ciertos estímulos condicionados, y bajo ciertas condiciones de experimentación que no pudimos vencer.

Para solventar en lo posible esta dificultad, nos dirigimos a perros que mostraban una especial inclinación a la libertad. Seleccionamos animales muy vivaces, que olfatean constantemente, que todo lo miran, que reaccionan con rapidez al más pequeño sonido, y que en su trato con el hombre, al que toman poco afecto, le molestan constantemente por su insolencia y por sus continuas demos-

(1) Los experimentos que han sido comunicados hace poco al Congreso Internacional de Fisiología de Edimburgo (1923), sobre la herencia en el desarrollo de algunos reflejos condicionados en ratones, los hemos encontrado muy complicados, inciertos, y además, extremadamente difíciles de control. Estos experimentos están sujetos actualmente a una investigación más amplia bajo condiciones más estrechas. Hasta el presente, la cuestión de la transmisión hereditaria de los reflejos condicionados, debe dejarse enteramente abierta.

traciones ruidosas. A estos animales no se les puede hacer callar ni corregir, incluso por el castigo.

Se observó, sin embargo, en estos animales, que cuando se les colocaba en la mesa de operaciones y se debilitaban sus movimientos, y, especialmente, cuando se les dejaba solos en la sala de experimentos, caían en somnolencia, y sus reflejos condicionados se inhibían intensamente, y a veces, desaparecían, a pesar de su continuo refuerzo con comida o con ácido. Nuestros repetidos estímulos, cuando ellos no habían adquirido todavía el carácter de estímulos condicionados positivos estables, producían somnolencia, e incluso sueño, en perros que al comienzo del experimento estaban completamente despiertos.

En algunos animales esto sucede incluso cuando ellos no están colocados en la mesa de operaciones, sino cuando están libres sobre el suelo, y el experimentador permanece quieto en la sala; pero, no obstante, cuando se administra a estos perros un estímulo condicionado, pronto cierran sus ojos y caen en un sueño profundo. Esto sucede a menudo inmediatamente después del refuerzo de un estímulo condicionado.

Al principio, nos vimos obligados a renunciar al trabajo con estos animales, pero después, aprendimos a vencer estas dificultades. En perros de este tipo pueden desenvolverse varios reflejos condicionados, y con una gran variedad de estímulos, pero los estímulos no deben ser repetidos en cada uno de los experimentos, y deben transcurrir largas pausas entre la aplicación de varios estímulos. No solamente reflejos excitadores, sino también inhibidores, pueden desenvolverse con estos perros. Así de esta manera, y en poco tiempo, pueden convertirse tales perros en sujetos satisfactorios para los experimentos. Queda un punto interesante por resolver, y es si este tipo de animal representa un estado de desarrollo mayor o menor en relación al sistema nervioso.

Tengo el criterio de que, hasta que se establezca, una clasificación más rígidamente científica para ordenar los distintos tipos del sistema nervioso central, nosotros debemos acudir a la antigua clasificación de los llamados temperamentos. Los animales que acabamos de describir, deben ser considerados como del tipo *sanguíneo* de la antigua clasificación. Bajo estímulos cambiantes y variados, estos animales reaccionan con energía; pero a la menor monotonía en los estímulos anteriores se hacen somnolientos e inac-

tivos. Nuestro segundo tipo de perros es también muy definido, y puede ser colocado en el otro extremo de la serie clásica de temperamentos. Colocados estos animales ante excitantes poco familiares, se hacen muy parcos en sus movimientos. Ellos se deslizan silenciosos a lo largo de las paredes, pero sin enderezarse por completo sobre las patas, y al menor ruido o sonido extraño se tumban patas arriba en el suelo. Cualquiera que vea a tal clase de animales, los juzga como grandemente medrosos. Estos animales se acostumbran difícilmente a las variadas condiciones de nuestros experimentos, pero cuando llegan a acostumbrarse, se convierten en sujetos ejemplares para los trabajos.

El animal descrito al final de la última lección como un *instrumento vivo*, pertenece a este tipo. Tales animales no se duermen cuando las condiciones experimentales permanecen más o menos constantes, sino que, por el contrario, sus reflejos condicionados, especialmente los inhibidores, permanecen extremadamente estables y regulares. Actualmente trabajamos en nuestros laboratorios con un representante exagerado de este tipo. Esta perra ha nacido en el Instituto, y jamás se ha mostrado disgustada por nada ni con nadie.

Cuando tenía la edad de doce meses, se la llevó ocasionalmente al laboratorio, y durante cualquier experimento sobre la mesa, sólo se le administraron muy pocos estímulos. Cuando se la llevó de nuevo al laboratorio, cinco años después de su primera introducción, esta perra se condujo exctamente de la misma manera que en la primera ocasión, y, sin embargo, hasta la fecha, todavía no se ha acostumbrado al laboratorio. Siempre entra en él acompañada de su amo y operador, con la cola entre las piernas y las patas encorvadas, y al encontrarse con los miembros del laboratorio (algunos de los cuales la acarician constantemente), invariablemente se aparta hacia un lado y se aleja para sentarse en el suelo. Lo mismo reacciona al menor movimiento o a alguna palabra de su amo dicha en un tono más alto que de ordinario. Se comporta en relación con nosotros, como si fuéramos enemigos peligrosísimos, ante los cuales hubiese sufrido constantemente. Sin embargo, a pesar de esto y una vez acostumbrada a todos los estímulos corrientes del laboratorio, se han podido elaborar en ella muchos reflejos condicionados, tanto positivos como negativos. Y esto fué tan inesperado para nosotros que la bautizamos con el alabador

epíteto de *la Sabia*. De este animal volveré a hablar más adelante. No habrá exageración al calificar este animal como perteneciente al tipo de los melancólicos.

Los tipos que acabamos de describir, son, en realidad, extremos. En el primer tipo, domina el proceso de excitación, y en el segundo, el de inhibición. Ambos son, por consiguiente, tipos limitados, y por decirlo así, con un alcance estrecho de su expresión vital. El primer tipo necesita una continua y nueva sucesión de estímulos, que a menudo no existen en la realidad; el segundo, por el contrario, necesita condiciones extremadamente uniformes de vida, y por consiguiente, es incapaz de reaccionar a un suficiente número de estímulos para asegurar el uso completo y el desarrollo de su organización nerviosa.

No hay duda de que estos dos tipos representan una contradicción a la teoría de la identidad del sueño y de la inhibición interna, y que el tipo con predisposición a la de excitación, tiende al sueño, bajo las condiciones de nuestros experimentos, mientras que el tipo con predisposición a la inhibición, permanece completamente despierto. Si, como es muy razonable suponer, el agotamiento funcional de los elementos corticales sirve como un impulso al desenvolvimiento de un proceso inhibidor, es fácil comprender que en el primer tipo, el exceso de excitabilidad de los elementos corticales, conduce a su agotamiento funcional, y así también, cuando los elementos corticales están expuestos a estímulos monótonos prolongados, esto representa condiciones favorables al desarrollo de la inhibición que se irradia con facilidad a la totalidad de la corteza. Sólo una sucesión de nuevos estímulos actuando sobre grupos diferentes de células nuevas pueden neutralizar la tendencia de este tipo de animales hacia la inhibición.

En el segundo tipo, por otra parte, si bien la inhibición del área motora de la corteza se inicia fácilmente (reflejo pasivo de defensa), la inhibición no irradia sobre una amplia área y algunas partes considerables de la corteza permanecen inafectadas. Las partes que permanecen en estado activo, resisten a la difusión de la inhibición, esto es, al sueño, y por consiguiente, se hace posible la restitución al estado activo de la totalidad de la corteza tan pronto como la causa que inició la inhibición haya desaparecido.

En el primer caso, la tendencia biológica no aprovechable, es reprimida por el efecto excitador de los estímulos exteriores que

cambian; en el segundo, por la restricción de la extensión actual de inhibición en la corteza. De hecho la limitación de la irradiación de la inhibición, en el último caso, parece ser un mecanismo especial protectór de un sistema nervioso, por otra parte, defectuoso. Existe un paralelo de tal limitación en el caso de un hombre que pueda acostumbrarse al sueño, hasta cuando anda, es decir, que limita su inhibición al área cortical sin descender al área subcortical.

Entre los extremos que acabamos de describir, pueden encontrarse numerosos tipos intermedios entre la excitación y la inhibición, tipos que estarán mejor adaptados a las condiciones actuales de la vida, y por consiguiente, biológicamente más resistentes. Aquellos que se aproximan al primer tipo, son vivaces y activos, y en muchos casos agresivos, por el contrario, aquellos que se aproximan al segundo tipo, son quietos y retraídos.

Yo traigo a la memoria, en particular, un perro del último tipo, cuyo comportamiento fué extraordinario. Nunca observé que al conducirle desde la perrera al laboratorio en espera de experimentos, se acostase en el suelo, sino que permanecía indiferente a lo que sucedía en su alrededor, como si la cosa no le afectara, y jamás tuvo amistad ni enemistad alguna con ninguno de nosotros. No se dormía nunca en la mesa de operaciones, y daba siempre reflejos exactos, tanto positivos como negativos, especialmente estos últimos.

El perro, indudablemente, tenía una tendencia definida hacia la inhibición, y fué, sin embargo, capaz de una excitación considerable. Una vez logré perturbar su tranquilidad acostumbrada, sonando ante él una trompeta de juguete, al mismo tiempo que me tapaba la cara con una máscara, imitando la cabeza de una fiera. Sólo así llegó a perder su impasibilidad, rompió a ladrar desesperadamente y se lanzó en dirección mía. Era, en realidad, una naturaleza flemática, pero vigorosa.

Otro grupo de perros pertenece a un tipo más excitable y puede considerarse como correspondiente al tipo colérico de la antigua clasificación. Los reflejos inhibidores condicionados son en estos animales menos estables.

Es claro que un gran número de animales no puede ser colocado de un modo determinado en uno de los cuatro tipos indicados, pero, en resumen, todos los perros que nosotros hemos utilizado, pueden ser divididos en dos grupos: aquéllos de una excesiva o

moderada tendencia a la excitación, y los de excesiva o moderada tendencia a la inhibición.

Después de esta digresión, puedo ahora proceder a la descripción de los disturbios funcionales en la actividad cortical, que fueron, u observados accidentalmente, o producidos experimentalmente. La primera observación fué hecha bajo las siguientes condiciones. Como ya se dijo en la lección 3.ª, un reflejo alimenticio condicionado puede ser desarrollado a un enérgico estímulo eléctrico aplicado sobre la piel, estímulo que provocaría normalmente una reacción innata de defensa, pero a la que el animal responde ahora por una reacción alimenticia, volviendo la cabeza hacia el lugar por donde aparece la comida, relamiéndose los labios y produciendo una secreción típica alimenticia de saliva. (Experimentos del doctor Erofeeva.)

En el caso descrito, el desarrollo de este reflejo comenzó con la utilización de una corriente muy débil, que fué gradualmente creciendo en intensidad, haciéndose, por último, extremadamente poderosa. El reflejo alimenticio condicionado desenvuelto de esta manera, permaneció estable por varios meses. La corriente eléctrica fué reemplazada en algunas ocasiones por la cauterización, o por estímulos mecánicos de la piel, provocando ambos el mismo reflejo. El animal permaneció perfectamente normal a través de un largo período de experimentos, pero después de un cierto tiempo, este estímulo condicionado peculiar, comenzó a adquirir propiedades inhibitorias, y el efecto secretorio fué disminuyendo desde el comienzo del estímulo condicionado.

En raras ocasiones el estímulo eléctrico se aplicó a lugares diferentes de aquel en que primitivamente se desarrolló el reflejo. Ahora, sin embargo, nosotros nos decidimos a generalizar el reflejo por una aplicación sistemática de los estímulos en puntos nuevos. Por algún tiempo el estímulo eléctrico siguió produciendo, cuando él se aplicó a diferentes lugares de la piel, el mismo reflejo alimenticio condicionado sin interferencia de una reacción de defensa. Sin embargo, repentinamente se alcanzó un límite. Cuando se añadió a este límite todavía un lugar más, todo cambió de un modo brusco. Ahora no se observó ni trazas de la reacción alimenticia, y en su lugar se presentó una violenta reacción de defensa.

Una corriente extremadamente débil, que antes del desarrollo del reflejo alimenticio condicionado permanecía enteramente sin

efecto, cuando ahora se aplicaba al lugar originario del estímulo, daba lugar a la más violenta reacción de defensa. El experimento fué repetido sobre otros dos perros. En uno de ellos la interrupción de la excitación ocurrió al aplicar el estímulo de la corriente eléctrica al lugar 9.° En otro, la aplicación en el lugar 13 no dió lugar a ninguna excitación. Cuando el estímulo eléctrico era aplicado en el mismo experimento y en el mismo día sobre lugares diferentes, y no como antes en un solo lugar, entonces también tenía lugar este cambio brusco.

En todos estos perros no fué posible hacer nada para restaurar el reflejo alimenticio al estímulo eléctrico. Los animales se intranquilizaban y se excitaban en grado tal, como nunca había sucedido. En uno de los perros, únicamente después de un intervalo de tres meses, fué posible intentar el desenvolvimiento del reflejo condicionado alimenticio original al estímulo de la corriente eléctrica. Esto fué una operación mucho más dificultosa que antes, pero el reflejo se restauró finalmente. En los otros dos perros, no sirvió ni este largo intervalo de interrupción. En estos casos, se ve claramente que el sistema nervioso había caído en un estado patológico evidente. Desgraciadamente, en aquella época, no tomábamos cuenta exacta del tipo del sistema nervioso de nuestros perros.

Teniendo en cuenta las condiciones especiales y excepcionales en que se produjeron los hechos descritos, éstos no despertaron en nosotros la atracción suficiente, pero algún tiempo después el mismo fenómeno fué observado bajo condiciones más corrientes de experimentación. Los experimentos en cuestión fueron hechos para determinar los límites de análisis de las formas de diferentes objetos (experimentos del Dr. Skenger-Krestovnikova).

La proyección de un círculo luminoso sobre una pantalla colocada sobre el animal, fué repetidamente acompañada por comida. Después que el reflejo se hubo establecido, se intentó una diferenciación del círculo con una elipse, de una relación de semiejes de 2 a 1, pero de la misma luminosidad y la misma área, obteniéndose esta diferenciación por el método corriente del contraste. Una diferenciación completa y constante fué obtenida comparativamente pronto.

La forma de la elipse fué aproximándose poco a poco a la de un círculo (relación de los semiejes de 3 a 2, de 4 a 3 y así sucesivamente), y el desarrollo de la diferenciación continuó a través

de elipses sucesivas. La diferenciación se dió, con algunas modificaciones, progresivamente; al principio, más rápidamente, después, más despacio, hasta que se alcanzó la elipse de relación de semiejes de 9 a 8. En este caso, aun cuando se desarrolló una discriminación de un grado considerable, no fué, sin embargo, completa. Después de tres semanas de trabajo, esta diferenciación no sólo no había mejorado, sino que, por el contrario, empeoró, y finalmente, desapareció. Al mismo tiempo, la conducta del animal sufrió un cambio muy intenso. El animal, que hasta entonces era tranquilo, gruñía y se revolvía, arrancándose los instrumentos prendidos a él, y mordía los tubos de goma que iban desde él al operador, lo cual antes nunca había sucedido.

Al introducirlo en la sala de experimentación, ladraba violentamente, contra su costumbre, y poco después presentaba todos los síntomas de un estado de neurosis aguda. Al probar de nuevo las diferenciaciones más intensas, se vió que habían desaparecido, incluso para la elipse de relación de semiejes de 2 a 1. En vista de esto, y para volver al anterior grado de diferenciación, hubo que repetir la elaboración de ella, pero con más lentitud que la vez primera. Durante el establecimiento de la diferenciación más fácil, el animal se fué tranquilizando poco a poco; alcanzando, por último, su estado normal completo.

El tránsito a diferenciaciones más sutiles se hizo más rápido que la vez primera. A la primera aplicación de la elipse de relación de semiejes de 9 a 8, se obtuvo la completa diferenciación con el círculo; pero a la segunda aplicación no quedaban trazas de esta diferenciación, y el perro volvió a caer en el estado de excitación de la vez anterior con todas sus consecuencias. No fué posible realizar más experimentos con este perro.

Algunos de los experimentos de que hemos hablado, se indican en el cuadro siguiente:

En el primero de los experimentos indicados se discriminó completamente la elipse de relación de semiejes de 4 a 3. En el segundo experimento, la elipse de relación de semiejes de 9 a 8, dió sólo 1 gota de secreción salival. Después de repetir su efecto en el curso de dos semanas, su efecto llegó a ser igual al del círculo, como lo demuestra el tercero de los experimentos indicados. Después de esto, incluso la elipse de relación de semiejes de 2 a 1, no fué discriminada, como lo demuestra el cuarto experimento, y sólo

en el quinto de dichos experimentos, realizado mes y medio después del comienzo del trabajo, produjo de nuevo una secreción 0.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
Experimento del 4 de Agosto de 1914.		
4 h 10'.	Círculo	4
22'.	Idem.	6
37'.	Elipse (relación de ejes 4:3).	0
55'.	Círculo	4
Experimento del 2 de Septiembre de 1914.		
1 h 10'.	Círculo	2
27'.	Idem.	8
2 » 06'.	Idem.	10
16'.	Elipse (relación de ejes 9:8).	1
30'.	Círculo	6
48'.	Idem.	8
Experimento del 17 de Septiembre de 1914.		
3 h 20'.	Círculo	4
31'.	Idem.	7
54'.	Elipse (relación de ejes 9:8).	8
4 » 09'.	Círculo	9
Experimento del 25 de Septiembre de 1914.		
2 h 17'.	Círculo	9
47'.	Elipse (relación de ejes 2:1).	3
3 » 08	Círculo	8
22'.	Idem.	8
46'.	Elipse (relación de ejes 2:1).	3
Experimento del 13 de Noviembre de 1914.		
10 h 55'.	Círculo	10
11 » 05'.	Idem.	7
30'.	Elipse (relación de ejes 2:1).	0
44'.	Círculo	5

Después de estos experimentos, nosotros prestamos una considerable atención a las perturbaciones patológicas de la actividad

cortical y comenzamos su estudio en detalle. Resulta evidente que bajo ciertas condiciones, la mezcla de la excitación con la inhibición conduzca a una profunda alteración del equilibrio corriente entre estos dos procesos y conduzca en grado mayor o menor, y a un plazo de tiempo variable, a alteraciones patológicas del sistema nervioso.

En el primer ejemplo, el desarrollo del reflejo alimenticio al estímulo de una corriente eléctrica, tuvo que inhibir el reflejo nuevamente establecido, el reflejo innato de defensa. En el segundo ejemplo, el estímulo visual, como ya vimos en la lección 7.ª, la diferenciación, que merced a él se establece, depende del desarrollo de la inhibición. En ambos casos, un equilibrio de los dos procesos antagónicos se mantuvo, hasta que se alcanzó un cierto estado crítico, y fué cuando, bajo la violencia de las delicadas reacciones antagónicas del estímulo, se hizo imposible un justo equilibrio entre la excitación y la inhibición, y finalmente, al tener lugar el predominio de uno de estos procesos, se originó el desarrollo de un estado patológico.

En experimentos ulteriores, se eligieron intencionadamente perros que poseían tipos diferentes del sistema nervioso, y esto se hizo con el fin de hallar las distintas alteraciones patológicas que pudieran ser producidas por lesiones funcionales no quirúrgicas de la actividad cortical. El primero de estos experimentos (Dr. Petrova) fué realizado sobre dos perros de tipos representativos, a juzgar por su conducta general, de los tipos extremos del sistema nervioso.

Estos perros fueron descritos en la lección sobre el sueño, y en los que la somnolencia mostrada por ellos al principio, se alejaba por la administración en sucesión rápida de seis reflejos condicionados diferentes, con un intervalo de cinco segundos entre el comienzo del estímulo absoluto y el condicionado. Durante estos experimentos se obtuvo, aparte del alejamiento del sueño, la prueba clara de las diferencias esenciales entre los tipos del sistema nervioso de los dos perros, corroborándose el diagnóstico de dichos tipos por la observación general previa.

En el curso de los experimentos, los reflejos condicionados que al principio eran prácticamente simultáneos, fueron transformados en reflejos desplazados con un intervalo de tres minutos entre el estímulo absoluto y el condicionado. La transformación de los

reflejos fué realizada gradualmente prolongando el plazo de acción aislada del estímulo condicionado cinco segundos cada día, correspondiendo esto al llamado período latente de los reflejos, esto es, que el intervalo de tiempo entre el comienzo del estímulo condicionado y la respuesta salival se hizo gradualmente más y más prolongada.

Los seis reflejos fueron tratados de la misma manera y al mismo tiempo. Mientras el perro, con predominio de la tendencia de la inhibición, se adaptó a las condiciones del experimento sin violencia y sin presentar alteraciones del sistema nervioso, el perro con tendencia al predominio de la excitación, reaccionó de una manera enteramente diferente. Cuando el plazo de los reflejos alcanzó dos minutos, el animal entró en un estado de excitación general, y con un plazo mayor de tres minutos, el animal se intranquilizó de un modo violento: gruñía, ladraba y la segregación de saliva se hizo continua y aumentó durante la acción de los excitadores condicionados, pero el retardo de los reflejos desapareció completamente.

Evidentemente, el desenvolvimiento de la fase inhibitoria de retardo, requerida por muchos reflejos condicionados, fué un problema de la mayor dificultad para el sistema nervioso excitable de este perro. Añadiré que ciertas dificultades en el modo de equilibrar los dos procesos antagónicos, las hallé en muchos perros, pero en ninguno en tan gran intensidad. Sin embargo, el problema de este animal era mucho más complicado que de ordinario, teniendo en cuenta que era preciso equilibrar los dos procesos antagónicos en muchos puntos de los hemisferios al mismo tiempo. Eventualmente, no había más que hacer que suspender los experimentos en este punto.

Es interesante el hecho de que el problema, que parecía imposible resolver en el sistema nervioso de este perro, se pudo terminar satisfactoriamente cuando se empleó otro método de experimentación. Nosotros restringimos nuestro trabajo a uno de los estímulos condicionados. El animal se tranquilizó y hasta se puso a dormir durante el experimento, no sólo en la mesa de operaciones, sino también en el suelo.

Todos los estímulos condicionados fueron aplicados de nuevo, pero con sólo un intervalo de cinco segundos. Esta acción aislada fué aumentada gradualmente hasta el intervalo de tres minutos. De

esta manera se obtuvo un reflejo de huella sin ninguna perturbación. Minuto y medio a dos minutos después del comienzo del estímulo condicionado, el animal estaba somnoliento, pero hacia el final del segundo minuto, o muy al comienzo del tercero, el animal salió de ese estado semipasivo, apareciendo una reacción alimenticia muy enérgica, tanto secretoria como motora. Estos experimentos fueron descritos en la lección 15. De esta manera, con la ayuda de algunos períodos de descanso y con la paciente práctica de los reflejos, se pudo alcanzar un equilibrio satisfactorio de los dos procesos, que había fracasado la vez primera.

Las diferencias del sistema nervioso de los dos perros fué así puesta de manifiesto, y ahora procedimos a la realización del objeto principal de nuestros experimentos. Esta vez, sin embargo, las investigaciones fueron conducidas de una manera diferente a la seguida en los casos previamente descritos. El efecto de las formas diferentes de inhibición (diferenciación, inhibición condicionada y extinción) fueron investigados sobre el reflejo largamente retardado. Nosotros esperamos que, como resultado de la presentación compleja de influencias diferentes de inhibición y de perturbación de las relaciones normales entre los dos procesos nerviosos antagónicos, tendría lugar una perturbación de tales relaciones, como ya había sucedido previamente.

Sin embargo, tal perturbación no tuvo lugar. Pero, en cambio, con estas varias formas de inhibición interna, se hicieron más ostensibles las diferencias entre los dos perros. El desarrollo de cualquier nueva inhibición, fué acompañado en el perro excitable por un período temporal de excitación general expresiva, mientras que el otro perro no ofreció ninguna dificultad práctica. Al fracasar nosotros en el intento de producir perturbaciones del equilibrio por la manera descrita, recurrimos al proceder que nos había dado éxito en el perro anteriormente mencionado.

Nosotros decidimos desenvolver un reflejo alimenticio condicionado a un estímulo eléctrico aplicado sobre la piel. Este reflejo fué establecido por completo y practicado, con algunos intervalos, durante bastante tiempo. Así producimos una perturbación en el sistema nervioso de ambos perros sin la aplicación del estímulo eléctrico a lugares nuevos. Es probable que esta perturbación del equilibrio normal entre la excitación y la inhibición fuese favorecida por la complejidad de la actividad inhibitoria ya establecida. El

punto nuevo más importante es que la perturbación de la actividad normal del sistema nervioso encontró una expresión completamenta opuesta en los dos animales; en el perro excitable, el que sufrió fué el reflejo inhibidor; en el otro, fueron los reflejos excitadores, y mucho después los inhibidores. La siguiente es una descripción detallada de estos experimentos.

Se establecieron reflejos alimenticios condicionados positivos al estímulo del metrónomo en el perro excitable, y además del metrónomo, al sonido de una campanilla y al sonido del agua que corre y al estímulo táctil de la piel; y los reflejos negativos a un sonido más alto del metrónomo y a un estímulo táctil del brazuelo (diferenciación). Todos los reflejos positivos condicionados fueron prolongados por tres minutos.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de tres minutos.	Segregación de saliva en gotas a cada minuto.
	EXPERIMENTO DEL 15 DE MARZO DE 1923.	
	Antes de la formación del reflejo condicionado a la corriente eléctrica.	
3h 00'	Golpes de metrónomo.	0-5-16
25'	Efervescencia más golpes de metrónomo	0 0- 0
45'	Glu-glu	0-1-14
54'	Timbre.	5-0-17
4 » 00'	Excitación mecánica de la piel en la pierna	0-2-12
15'	Excitación mecánica de la piel en el brazuelo	0-0- 0

En lo que se refiere a estos experimentos, diremos que en los perros excitables el comienzo del estímulo condicionado, especialmente si es fuerte, da lugar siempre a un breve reflejo investigador. De esta manera, en el caso de los reflejos retardados, se observó a menudo una corta fase inicial de desinhibición del proceso inhibidor.

El desarrollo del reflejo condicionado al estímulo eléctrico comenzó hacia el final de Marzo. En Abril fué ya establecido por completo. Mientras que el estímulo eléctrico no hubo alcanzado una determinada intensidad, todas las formas de inhibición permanecieron prácticamente inafectadas. En Agosto, la corriente eléctrica aumen-

tó considerablemente en intensidad, y ahora los reflejos retardados se perturbaron y la inhibición condicionada se hizo incompleta. Con el fin de disminuir la intensidad de la inhibición, todos los estímulos condicionados, excepto la campanilla, se hicieron actuar sólo durante treinta segundos antes del refuerzo, en lugar de tres minutos. A pesar de esto y a pesar de la falta de acción del estímulo eléctrico alimenticio, continuó la debilitación gradual de todos los procesos de inhibición.

El retardo desapareció por completo; el silbido, que cuando precedía por cinco segundos a la acción del metrónomo formaba una combinación inhibidora, adquiere ahora por sí mismo propiedades excitadoras; esto es, adquiere las propiedades de un estímulo condicionado de segundo orden. La diferenciación del estímulo táctil se desinhibió ahora considerablemente.

Experimento final de este período:

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas.
	EXPERIMENTO DEL 29 DE NOVIEMBRE DE 1923.	
3 h 15′	Glu-glu en el curso de 30″.	5
26′	Excitación mecánica de la piel sobre la pierna 30″	8
40′	Idem, íd., sobre el brazuelo 30″	5
4 » 00′	Golpes de metrónomo 30″.	6
12′	Efervescencia más golpes de metrónomo 30″	10
55′	Timbre 5′.	16-12-15
46′	Excitación mecánica de la piel sobre la pierna 30″	8
5 » 00′	Idem, íd., sobre el brazuelo 30″	5

En el caso del perro tranquilo, el estímulo condicionado fué el mismo. El experimento siguiente indica cómo eran los reflejos condicionados antes del desarrollo del reflejo al estímulo éléctrico:

El desarrollo del reflejo condicionado al estímulo eléctrico se empezó a utilizar en este perro hacia el fin de Marzo. El reflejo se desarrolló fácilmente, y pronto alcanzó la magnitud de 7 gotas durante treinta segundos. La reacción de defensa volvió a aparecer cuando la corriente aumentó en intensidad, pero finalmente desapa-

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de tres minutos.	Segregación de saliva en gotas durante los minutos sucesivos.
	EXPERIMENTO DEL 21 DE MARZO DE 1923.	
3 h 18'	Glu-glu	0-2-6
54'	Timbre	0-0-12
4 » 15'	Golpes de metrónomo	1-5-15
58'	Efervescencia más golpes de metrónomo	1-0-0
42'	Timbre	0-6-14
55'	Efervescencia más golpes de metrónomo	0-0-0
5 » 05'	Excitación mecánica de la piel sobre la pierna	0-5-9
15'	Idem, íd., sobre el brazuelo	0-0-0

reció por completo y fué reemplazada por entero por una reacción alimenticia química. Se vió pronto, al repetir el reflejo ya establecido a la corriente eléctrica, que su efecto secretor comenzó a disminuir, mientras que el efecto secretor de otro estímulo desapareció prácticamente, siendo presente sólo al comienzo del experimento y en una forma muy débil.

He aquí los resultados de los experimentos de este período:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 5 minutos.	Segregación de saliva en los minutos sucesivos.
3 h 25'	Timbre	0-0-2
55'	Golpes de metrónomo	0-0-5
47'	Timbre	0 0-0
4 » 05'	Excitación mecánica de la piel sobre la pierna	0-0-0
20'	Excitación mecánica de la piel sobre el brazuelo	0-0-0
25'	Glu-glu	0-0-0
37'	Golpes de metrónomo	0-0-0
48'	Timbre	0-0-0

Por esta época, el animal comenzó a enflaquecer y se hizo muy indolente. Todos los experimentos fueron suspendidos durante un considerable lapso de tiempo, administrándosele al perro una comida abundante y, entre otras cosas, aceite de hígado de bacalao. Aumentó de peso en seguida y recobró su pasada animación. Des-

pués de este período de interrupción se ensayaron todos los reflejos, excepto el del timbre, y por separaciones de treinta segundos, en lugar de tres minutos.

El resultado fué esencialmente el mismo y los reflejos sólo se restablecieron en un grado muy moderado. El estímulo eléctrico provocaba todavía una secreción considerable, pero al aumentar su intensidad, el reflejo disminuía y, finalmente, desaparecía por completo. Los otros reflejos condicionados positivos habían desaparecido hacía largo tiempo, y ahora todas las formas de inhibición interna comenzaron gradualmente a desaparecer también, provocándose sólo en algunas ocasiones una secreción salival por el estímulo inhibidor.

El siguiente experimento demuestra lo que acabamos de decir, y, además, que el estímulo para el reflejo, ampliamente retardado, produce un efecto positivo durante la fase primera inhibidora y no durante la fase positiva:

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas.
12 h 48'.	Excitación mecánica de la piel en 30". .	0
1 » 00'.	Idem, íd. íd. sobre el brazuelo en 30". .	0
09'.	Glu-glu en 30"	1
20'.	Golpes de metrónomo en 30"	0
40'.	Timbre en 3'	3-2-0
51'.	Excitación mecánica de la piel sobre la pierna en 30"	0
2 » 00'.	Excitación mecánica de la piel sobre el brazuelo en 30"	0
11'.	Golpes de metrónomo	0
42'.	Efervescencia más golpes de metrónomo en 30"	0
53'.	Golpes de metrónomo	0

El efecto positivo del estímulo antiguamente inhibidor no depende de una debilitación del proceso inhibidor, sino que fué determinado por alteraciones en el proceso excitador, apareciendo en la forma de la fase ultraparadójica de los elementos corticales.

El estado general del perro durante este período de experimentación fué completamente satisfactorio. Se encontró en otros experimentos que la diferenciación y la inhibición condicionada se debilitaban también, dando lugar a una secreción salival.

Los experimentos que acabamos de describir demuestran que en estos dos perros con tipo diferente de sistema nervioso, alteraciones prolongadas de la alta actividad nerviosa, desarrolladas bajo influencias idénticas, toman también diferentes direcciones. En el perro excitable, la función inhibidora de los elementos corticales se debilita extraordinariamente. En el perro tranquilo la excitación de las células correspondientes fué la que se hizo extremadamente débil. En otras palabras: produjimos dos tipos completamente diferentes de «neurosis».

Las neurosis desarrolladas experimentalmente fueron en ambos casos extremadamente persistentes y prolongadas, y después de la interrupción de los experimentos no mostraron inclinación alguna a mejorar. Decidimos en este caso someter al perro excitable a la acción terapéutica de los bromuros, teniendo en cuenta que en nuestros experimentos anteriores (doctores Nikiforovsky y Deriabin) los bromuros intensificaron la inhibición en aquellos casos en que la inhibición interna era débil. Por consiguiente, después que el estado de neurosis fué mantenido en el animal durante varios meses, se le administraron 100 cc. de una solución de bromuro potásico al 2 por 100 y en forma de enema. Se observó pronto que todas las formas de inhibición interna comenzaron a restablecerse y en un orden determinado. La primera en recuperarse completamente fué una diferenciación táctil, a la que siguió la inhibición condi-

TIEMPO	Excitador condicionado.	Segregación de saliva en gotas.
	Experimento del 5 de Marzo de 1924.	
5 h 00′	Golpes de metrónomo 30″	5
12′	Efervescencia más golpes de metrónomo 30″	0
28′	Glu-glu 30″	8
37′	Timbre 3′	2-12-16
44′	Golpes de metrónomo 30″	8
55′	Efervescencia más golpes de metrónomo 30′	0
4 » 10′	Glu-glu 30″	7
16′	Timbre 3′	2-1-9
25′	Idem.	0-8-21

cionada y, finalmente, el retardo. Todos los reflejos retornaron a lo normal a los dos días de tratamiento.

Debemos hacer notar que como resultado de la administración de los bromuros no hubo disminución en la magnitud de los reflejos positivos, sino que, por el contrario, fueron extremadamente constantes. Según éstos y todos nuestros experimentos anteriores, los bromuros no pueden ser considerados como sedantes de la excitabilidad del sistema nervioso central, sino que ellos simplemente regulan esta actividad del sistema nervioso.

Los bromuros fueron administrados sólo durante once días, pero la cura de la neurosis fué permanente, y todos los reflejos permanecieron normales a los dos meses y medio de nuestra experimentación. La neurosis del perro tranquilo no se curó, ni por la administración de los bromuros ni por el empleo de otras medidas terapéuticas que fueron prescriptas. El animal, por consiguiente, fué alejado de los experimentos durante un largo tiempo. Al final de este período, nosotros nos vimos sorprendidos con el hecho de que el animal se había curado espontáneamente. En la próxima lección nos ocuparemos de nuevo de este animal.

LECCIÓN 18

Alteraciones patológicas de la corteza cerebral como resultado de lesiones funcionales.

(Continuación.)

En la presente lección haremos la descripción de experimentos y observaciones sobre estados patológicos de la corteza cerebral. La discusión de estos hechos tiene un interés particular, no sólo a causa de la atención especial dedicada en la época presente a este sujeto científico, sino también debida a muchas circunstancias fortuitas. Es posible reseñar ahora, cómo bajo la influencia de diferentes agentes, la actividad cortical normal puede transformarse gradualmente en patológica, y a menudo también, cómo los estados patológicos, pueden ser utilizados para inquirir los procesos nerviosos, que tienen lugar en condiciones puramente fisiológicas, teniendo en cuenta que bajo condiciones patológicas, diferentes aspectos del proceso nervioso, que están ocultos por el equilibrio del complejo estado fisiológico, se disocian, haciéndose ostensibles en esas condiciones anormales. En la lección sobre los estados hipnóticos, que tienen lugar, en estado normal, se hizo notar, que lo más interesante de esto fué sujeto a investigación experimental, sólo después que dichos estados hipnóticos habían sido previamente observados, en forma exagerada, en casos patológicos.

En uno de nuestros perros, que tenía muchos reflejos condicionados positivos y negativos, una excitación táctil, a razón de 24 estimulaciones por minuto, fué establecida como estímulo positivo, y otro estímulo, a razón de 12 por minuto, como negativo; además, bajo condiciones normales, la intensidad relativa de los reflejos positivos, fué determinada directamente por la intensidad de sus estímulos condicionados. En uno de nuestros experimentos, el estímulo

táctil positivo, se hizo seguir del inhibidor sin intervalos de tiempo. Esta modificación, aparentemente pequeña, fué suficiente para originar un disturbio patológico de la actividad cortical de este perro. Al principio, por unos pocos días, todos los reflejos condicionados positivos desaparecieron completamente, y esto fué seguido por una serie de modificaciones diferentes en la intensidad de los reflejos; estado que persistió durante muchos días, cambiando la relación entre las magnitudes de los reflejos y la intensidad de los estímulos de una fase a otra. La modificación duró cinco semanas y media y después los reflejos volvieron a lo normal. Evidentemente, este caso puede ser colocado junto a los ya descritos en la lección anterior. En aquel caso, las lesiones funcionales, de las actividades corticales, produjeron una alteración nerviosa profunda, que fué acompañada por una desaparición de todos los reflejos condicionados positivos, durante muchos meses. En el perro, que acabamos de describir, se produjo el mismo tipo de alteración, pero duró sólo treinta y seis días, dentro de cuyo plazo la actividad de la corteza pasó por diferentes etapas, y finalmente volvió a lo normal.

Resulta claro que el mecanismo de producción del estado patológico, en todos los casos que hasta aquí se han presentado, es siempre el mismo; es decir, el conflicto entre los procesos de excitación e inhibición, que difícilmente resuelve la corteza cerebral.

Junto a estos casos patológicos, tenemos a nuestra disposición también otros, que presentan gran interés, en primer lugar, debido a ciertas peculiaridades intrínsecas, y en segundo lugar, debido a hechos particulares en el modo de originarse. El caso que describiré primeramente fué estudiado día por día durante muchos meses, y en vista del considerable interés que él presenta, daremos su descripción en detalle (experimentos del Dr. Rickman). Los experimentos fueron realizados sobre un perro, al que se le podía someter fácilmente a estímulos inhibidores. Este animal, se ha utilizado en nuestro laboratorio por un largo plazo de tiempo para diferentes experimentos, y tiene, entre otros, un reflejo condicionado alimenticio inhibidor al sonido del metrónomo, sonando 60 veces por minuto, mientras que el sonido del metrónomo, a 120 por minuto, servía como estímulo positivo. La intensidad de los varios reflejos positivos fué, en definitiva, relacionada con la intensidad de sus respectivos estímulos condicionados. El reflejo condicionado inhibidor, que en la época de los experimentos fué repetido 266 veces, fué

constante y preciso, siendo tan concentrado, que su post-efecto inhibidor sobre los reflejos positivos fué muy corto. La intensidad de los reflejos durante este período normal está representado en la tabla siguiente:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 20 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 20 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
10 h 37′ .	Metrónomo 120 . . .	8	Viva reacción alimenticia.
45′ .	Lámparas eléctricas .	4	Idem.
49′ .	Tono fuerte	6	Idem.
56′ .	Metrónomo 60. . . .	0	Se queda inmóvil.
11 » 00′ .	Timbre	9	Viva reacción alimenticia.
05′ .	Tono débil	5 1/2	Idem.

El perro pertenecía al grupo que puede ser llamado de *fáciles a la inhibición*, en vista del hecho de que en este grupo todos los tipos de inhibición interna, pueden ser desarrollados con gran facilidad y precisión. Ahora nos decidimos a investigar, en experimentos ulteriores, el grado de estabilidad del proceso inhibidor en este perro. Para este fin, se decidió transformar el estímulo condicionado negativo en uno positivo por el método que es corrientemente el más efectivo; es decir, por repetido refuerzo del estímulo inhibidor sin la introducción intermedia de ningún estímulo positivo. Sin embargo, la desaparición de la inhibición en este perro fué extremadamente lenta. El estímulo inhibidor fué seguido por refuerzos de 4 a 7 veces en cada tres días sucesivos. El primer signo de desaparición de la inhibición fué observado a la 17 repetición en forma de una secreción muy pequeña, sin acompañamiento de reacción motora alimenticia. A la aplicación 27, la secrecion salival fué ya conside-

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado durante 20 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 20 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
10 h 56′ .	Metrónomo 60. . . .	5 1/2	Más de orientación que alimenticia.
11 » 05′ .	Lámparas eléctricas .	5	
10′ .	Metrónomo 120 . .	5	
17′ .	Timbre	8	
24′ .	Tono débil	5	
51′ .	Metrónomo 120 . . .	5 1/2	
58′ .	Timbre	7	

rable. Ninguna otra alteración pudo observarse en los otros estímulos positivos durante este período, exceptuando una cierta tendencia a la nivelación del efecto secretor a los estímulos condicionados positivos intenso y débil. El experimento del 14 de Diciembre demuestra la intensidad de los reflejos en esta época.

La reacción secretoria así establecida a los 60 golpes de metrónomo, no permaneció, sin embargo, constante; pues a despecho de su continuo refuerzo, prontamente declinó, y a la 30 repetición llegó al 0. Además, se vió que inmediatamente, después de una aplicación del metrónomo, sonando 60 veces al minuto, ninguno de los reflejos positivos pudo obtenerse.

He aquí el experimento que ilustra lo expuesto:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 20 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 20 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	EXPERIMENTO DEL 18 DE DICIEMBRE DE 1925.		
12 h 04′ .	Lámparas eléctricas .	4 1/2	Alimenticia; come vorazmente.
09′ .	Metrónomo 60. . . .	1	De orientación.
14′ .	Tono fuerte	0	Se aparta, pero aún come.
25′ .	Timbre	0	Se aparta y no come.
50′	Lámparas eléctricas .	0	No come su ración de una vez.
58′ .	Tono débil	0	Alimenticia; come todo.

En su conducta general, el animal aparece como completamente sano, y al hallarse libre sobre el suelo, consumía la misma comida que se le ofrecía durante el experimento, y con gran avidez, lo mismo que en el experimento anterior después de la aplicación del estímulo condicionado realizada antes del metrónomo.

En los experimentos sucesivos, aun cuando el efecto positivo del metrónomo, sonando a razón de 60 por minuto, volvió a aparecer, su efecto inhibidor sobre otros reflejos condicionados continuó como antes.

En todos aquellos experimentos, en los que el metrónomo no fué utilizado, todos los reflejos fueron perfectamente normales, exceptuando que el estímulo más débil dió una secreción algo menor que de ordinario al final de uno de los experimentos.

He aquí el experimento que lo demuestra:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 20 segundos	Segregación de saliva en gotas durante 20 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	Experimento del 24 de Diciembre de 1925.		
11 h 02′ .	Timbre	9	Viva reacción alimenticia.
10′ .	Lámparas eléctricas .	5 1/2	
15′ .	Tono enérgico. . . .	7	
20′ .	Tono débil	5	
28′ .	Timbre	6 1/2	
32′ .	Lámparas eléctricas .	5	
39′ .	Tono enérgico. . . .	6	
44′ .	Tono débil	5 1/2	

Presento intencionadamente varios experimentos con los reflejos positivos iniciales, para demostrar cuán persistentemente se retienen las reacciones normales, a despecho de la influencia perturbadora del metrónomo durante los intervalos entre estos experimentos particulares. En los experimentos, además, se conservó la relación general entre la intensidad de los reflejos y la intensidad del estímulo, cuando el metrónomo no fué utilizado. En aquellos experimentos, sin embargo, en los que se utilizó un número de golpes de metrónomo que dieran una secreción de media a 7 y media gotas, se observó, invariablemente, una perturbación de todos los reflejos condicionados siguientes, dentro del mismo experimento, y esta perturbación era la señal de una inhibición completa, o de algunas de sus etapas intermedias. Es interesante hacer notar que el metrónomo, sonando a razón de 120 veces por minuto, producía una perturbación mayor que el anterior inhibidor de 60 por minuto.

Presentaré algunos ejemplos de este período en el cuadro de la página 517.

En el último experimento, aun cuando la intensidad relativa de los reflejos permaneció inalterada, pudo observarse una disminución general en la intensidad de todos los reflejos hacia el final del experimento. En vista de esta tendencia, todos los estímulos fueron reforzados después de un pequeño período de retardo, y el uso del metrónomo se hizo discontinuo. Después de esto, el retardo fué extendido de nuevo, pero sólo a quince segundos en lugar de veinte,

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 20 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	EXPERIMENTO DEL 28 DE DICIEMBRE DE 1925 (FASE NIVELADORA).		
10 h 56'	Timbre	10	Alimenticia.
11 » 07'	Lámparas eléctricas	6	Idem.
15'	Metrónomo 60.	2	Idem.
20'	Tono débil	5	Idem.
28'	Metrónomo 120	4 1/2	Alimenticia débil.
35'	Tono fuerte	5	Alimenticia.
40'	Timbre	4 1/2	Idem.
47'	Lámparas eléctricas	5 1/2	Idem.
	EXPERIMENTO DEL 5 DE ENERO DE 1926 (FASE NARCOTIZANTE).		
12 h 58'	Metrónomo 60.	6	Alimenticia lenta.
1 » 00'	Lámparas eléctricas	5 1/2	Alimenticia.
05'	Tono fuerte	6	Idem.
10'	Metrónomo 120	5	Idem.
18'	Tono débil	0	Alimenticia débil.
25'	Timbre	4 1/2	Alimenticia.
30'	Lámparas eléctricas	0	Se aparta; no toma comida.
35'	Timbre	6	Alimenticia clara.
	EXPERIMENTO DEL 20 DE ENERO DE 1926 (FASE PARADÓJICA).		
10 h 44'	Tono fuerte	8	Alimenticia.
49'	Lámparas eléctricas	5	Idem.
57'	Metrónomo 60.	1/2	De orientación.
11 » 02'	Tono débil	5	Alimenticia viva.
07'	Timbre	4 1/2	Alimenticia débil.
14'	Tono débil	5	Alimenticia viva.
21'	Timbre	2 1/2	Alimenticia débil.
26'	Lámparas eléctricas	3 1/2	Idem.
31'	Tono fuerte	1	Alimenticia.
	EXPERIMENTO DEL 21 DE ENERO DE 1926 (INHIBICIÓN COMPLETA).		
11 h 09'	Tono fuerte	6	Alimenticia.
14'	Lámparas eléctricas	4 1/2	Idem.
22'	Metrónomo 120	3 1/2	Idem.
27'	Tono débil	0	Idem.
32'	Timbre	3	Idem.
39'	Tono débil	0	Idem.
47'	Timbre	0	Idem.
52'	Lámparas eléctricas	0	Alimenticia débil.
57'	Tono fuerte	0	Idem.
	EXPERIMENTO DEL 26 DE ENERO DE 1926. (SIN LA EXCITACIÓN DEL METRÓNOMO).		
11 h 48'	Lámparas eléctricas	6	Alimenticia viva.
28'	Tono fuerte	6 1/2	Idem.
35'	Timbre	7 1/2	Idem.
40'	Tono débil	4 1/2	Idem.
48'	Timbre	6	Idem.
55'	Lámparas eléctricas	2	Alimenticia débil.
12 » 02'	Tono fuerte	5 1/2	Idem.

En las pausas el perro está inmóvil.

como se hizo previamente. Además, se estableció un nuevo reflejo al sonido glu-glu, producido por la inyección de aire a través de agua; el estímulo pertenecía en este perro al grupo de los estímulos fuertes.

Como resultado de este tratamiento, los reflejos aumentaron en intensidad, y no mostraron ahora disminución alguna hacia el final del experimento. Después de once días, se investigó de nuevo el sonido del metrónomo a razón de 120 por minuto.

He aquí el experimento:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 15 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	EXPERIMENTO DEL 2 DE MARZO DE 1926.		
10 h 44' .	Glu-glu.	6 1/2	Alimenticia.
54' .	Tono débil	5 1/2	Idem.
11 h 02' .	Metrónomo 120 . . .	6	Al principio, de orientación; después, alimenticia.
07' .	Lámparas eléctricas .	4 1/2	Alimenticia.
15' .	Timbre	4 1/2	Idem.
25' .	Glu-glu.	5 1/2	Idem.
31' .	Tono débil	5 1/2	Alimenticia viva.
38' .	Timbre	4 1/2	Idem.

Vemos que la administración del estímulo del metrónomo conduce a una perturbación inmediata de todos los reflejos condicionados siguientes, que entran en una fase de nivelación, para pasar después a la paradójica. La perturbación fué, sin embargo, mucho mayor que esto. En los días siguientes, y durante un largo tiempo después, la corteza cerebral fué incapaz de resistir ninguna clase de estímulos enérgicos, sin entrar en seguida en un estado de inhibición.

El hecho de que la máxima perturbación de la actividad del sistema nervioso central no aparece inmediatamente a la administración del estímulo causal, sino después de varios días, ha sido observado en muchos animales. El experimento siguiente ha sido realizado al día siguiente de la administración del estímulo del metrónomo.

He aquí el experimento al día siguiente:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 15 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	Experimento del 3 de Marzo de 1926.		
3 h 41'.	Timbre	5	Alimenticia débil.
46'.	Lámparas eléctricas .	1/2	Alimenticia con retardo.
55'.	Tono fuerte	0	No toma la comida.
4 h 02'.	Tono débil	1/2	Alimenticia; come.
07'.	Timbre	0	No toma la comida.
10'.	Se le da la comida sin los excitadores condicionados.		Toma de una vez la comida.

Todas las apariencias del perro eran de completa salud. La perturbación cortical continuó por once días, después de lo cual, determinamos quitar en absoluto el tono fuerte y amortiguar el sonido de la campanilla y el de glu-glu. He aquí este experimento:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 15 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	Experimento del 15 de Marzo de 1926.		
10 h 20'.	Lámparas eléctricas .	6 1/2	Alimenticia.
27'.	Tono débil	5	
32'.	Glu-glu.	5 1/2	
40'.	Timbre	6 1/2	
48'.	Tono débil	4 1/2	
56'.	Glu-glu.	4 1/2	
11 h 04'.	Timbre	5	
12'.	Lámparas eléctricas .	4	

Este experimento se continuó de la misma manera durante nueve días. Entonces se aplican de nuevo los excitadores enérgicos, y he aquí el resultado:

4 h 02'.	Timbre enérgico . . .	4	Alimenticia.
09'.	Lámparas eléctricas .	1/2	Idem.
16'.	Glu-glu fuerte. . . .	0	Se aparta; no toma la comida.
23'.	Tono débil	0	Toma la comida con pereza.
30'.	Timbre	0	Se intranquiliza y toma la comida con pereza.
37'.	Lámparas eléctricas .	1 1/2	Toma la comida; pero no toda.

Cuando el animal quedaba libre sobre el suelo, se comportaba normalmente y comía el alimento con voracidad. Después de un intervalo de un día, se realizó un experimento, utilizando sólo estímulos débiles, observándose todos los reflejos.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Secreción de saliva en gotas durante 15 segundos.	Reacción motriz y conducta general.
	Experimento del 29 de Marzo de 1926.		
3 h 57'. .	Tono débil	6 1/2	Alimenticia.
4 » 05'. .	Glu-glu debilitado . .	6	
10'. .	Lámparas eléctricas .	4 1/2	
19'. .	Timbre debilitado . .	6	
26'. .	Glu-glu debilitado . .	6 1/2	
31'. .	Lámparas eléctricas .	5	
40'. .	Timbre debilitado . .	5	

Todos estos experimentos demuestran que la transformación de un punto inhibidor del analizador acústico en excitador, tiene lugar sólo de un modo gradual e imperfecto. Además, y esto es más importante, conduce a este punto a un estado anormal, de tal manera, que su excitación por el estímulo condicionado del metrónomo, conduce inmediatamente a una perturbación profunda de la actividad de toda la corteza cerebral, que llega finalmente a la inhabilitación, para ser excitada por los estímulos eléctricos, sin pasar por las diferentes fases de inhibición, incluyendo la fase de inhibición completa. Al principio, la actividad normal de la corteza se restauró comparativamente pronto; pero, por último, y por sucesivas repeticiones, este estado se hacía estacionario. Teniendo en cuenta que los otros estímulos auditivos continuaban ejerciendo su acción completamente normal, esta perturbación puede ser considerada como el resultado de una lesión funcional, estrictamente localizada en el analizador acústico; una lesión crónica funcional de una parte circunscrita, cuyo estímulo produce un efecto inmediato sobre la función de la corteza cerebral entera, y, finalmente, conduce a un estado patológico duradero.

Estas observaciones hacen tangible el carácter de mosaico de las actividades corticales que hemos estudiado ya.

La perturbación en la actividad de la corteza cerebral que aca-

bamos de describir puede ser producida por dos mecanismos. Primero: es posible que la excitación provocada por el estímulo, actuando sobre el área cortical perturbada, pase rápidamente a ser de efecto inhibidor. Esta transición a la inhibición estará restringida primeramente al área inmediata, situada alrededor del punto cortical perturbado, pero de aquí irradia últimamente para extenderse a la totalidad de la corteza cerebral. Segundo: es posible que el estímulo actúe sobre el área cortical anormal como agente perturbador, así que exactamente como en el caso de un agente perturbador cualquiera actuando sobre cualquier parte del cuerpo, y entonces la actividad cortical entera se inhibirá debido a la inhibición externa.

En cualquier caso resulta claro, que la perturbación localizada del analizador acústico es de nuevo el resultado de una colisión entre la excitación y la inhibición.

Junto a estos casos que acaban de ser referidos en la presente lección y en las anteriores, pueden observarse otros muchos, en los que una colisión semejante entre los dos procesos nerviosos antagónicos conduce a una perturbación temporal, más o menos prolongada, de la actividad normal de la corteza en forma de un predominio duradero de uno u otro de estos procesos. En muchos de estos casos la perturbación no puede ser remediada por ninguna de las medidas que hayan sido aplicadas. Estos estados anormales se desenvuelven, ya durante el establecimiento de diferenciaciones muy difíciles, especialmente en el caso de estímulos complejos sucesivos (experimentos de los doctores Ibano-Smolensky, Eurman y Zimkina), o ya a la transición inmediata de un estímulo cutáneo inhibidor a otro excitador, especialmente cuando la diferenciación depende de una dosis definida de estimulación de un mismo lugar de la piel. Cuando en el último caso los experimentos fueron realizados sobre un tipo de animal excitable y agresivo (experimentos del Dr. Pedrof), la excitación general llegó a tal extremo que fué imposible continuar los experimentos. El animal fué, sin embargo, curado por la administración prolongada de los bromuros y excluyendo los estímulos táctiles positivo y negativo. En un perro de un tipo muy inhibidor (experimentos del Dr. Petrof) se desenvolvió, bajo condiciones semejantes, un foco anormal de apariencia estrictamente localizada en el analizador cutáneo, lo mismo que en los experimentos del Dr. Rickman con el analizador acústico. La estimulación positiva de este punto condujo, invariablemente, a una extensión

difusa de la inhibición, que persistió durante el experimento y algunos días después. Por desgracia, no se pudo seguir experimentando con este perro por haber enfermado gravemente de nefritis.

En lo que se refiere a la patología de la corteza, quedan todavía por mencionar una serie de casos en los que la perturbación está casi al margen de lo normal. Estos casos son el resultado de una debilidad congénita permanente del sistema nervioso del animal que, bajo condiciones definidas, se convierte en anormal, mientras que en un sistema nervioso más resistente permanecería normal. Sin embargo, antes de describir estos casos es necesario ocuparme de aquellos estímulos externos que directamente conducen a la inhibición de los elementos corticales. Estos son de tres clases: estímulos débiles, que se repiten de un modo monótono; estímulos muy fuertes, y estímulos no usuales. Todos éstos pueden resultar, o ya de la aparición de algunos nuevos estímulos, o de una nueva agrupación de estímulos antiguos. Las condiciones de nuestra vida, como la de los animales, proporciona muchas ocasiones para la acción de tales estímulos, y no es necesario dar ejemplos especiales. La significación biológica del desarrollo de la inhibición cortical, en respuesta a tales estímulos, puede ser fácilmente percibida. Si un estímulo de intensidad considerable, y especialmente de aquellos que cambian continuamente, origina un estado especial alerta de la corteza, los estímulos débiles y monótonos, por el contrario, deben conducir hacia la inhibición para dar tiempo a las células corticales, no interesadas, de restablecerse después del período de actividad. La influencia inhibidora de los estímulos muy fuertes puede ser considerada como un reflejo de defensa pasiva, como, por ejemplo, en el caso de la hipnosis. La inmovilidad de los animales hace a éstos menos perceptibles al enemigo, y así quitan o disminuyen la reacción agresiva de este último. Se ha visto que la presencia de algo extraño conduce también a la limitación de los movimientos, que es de gran valor para el animal, teniendo en cuenta que las nuevas condiciones en que se pueda encontrar el animal pueden no ser apropiadas para éste o acarrearle algún perjuicio. Ante estímulos extraños aparecen en el animal dos reflejos: el uno, positivo; el llamado reflejo investigador, y otro, negativo, que puede ser descrito como un reflejo de precaución y contención. No podemos decir, en el momento presente, si ambos reflejos son independientes o si el segundo es una consecuencia del primero y re-

sulta de la inhibición externa o inducción negativa. La segunda suposición me parece a mí más probable. El mecanismo por el cual estos tres diferentes tipos de estímulos conducen a la inhibición, será estudiado en una lección ulterior.

Una inundación muy considerable que tuvo lugar en Leningrado, el 23 de Septiembre de 1924, nos dió la ocasión de observar en nuestros perros perturbaciones prolongadas neuropatológicas como resultado de la influencia de este estímulo intenso y extraño. La morada de nuestros animales, que estaba a ras del suelo, y que se encontraba aproximadamente a un cuarto de kilómetro del edificio de los laboratorios, quedó inundada por las aguas. En medio de la tempestad terrorífica, entre la agitación de las aguas y los golpes de ésta contra el edificio, el ruido de los árboles que se desplomaban al caer, fué preciso sacar a los animales de su morada y trasladarlos al piso superior del edificio, dejándolos allí en un alojamiento y en una compañía extraña. Todo esto, que representaba para los animales un estímulo de la mayor extrañeza e intensidad, los inhibió de tal modo a todos, sin excepción, que desde aquel momento no pudo observarse entre ellos las pendencias de costumbre. Una vez que pasó el accidente, y vueltos los perros a su primitivo albergue, unos volvieron a su primitivo estado; pero otros, aquellos que tenían tipo inhibidor, se mostraron después del accidente como perturbados en su actividad cortical, como lo pudimos comprobar experimentando sobre ellos los reflejos condicionados.

Uno de estos perros ha sido ya mencionado en estas lecciones (experimentos del Dr. Speransky), un perro sano y fuerte, pero que fácilmente podía ser sujeto a la inhibición con todos los reflejos condicionados de intensidad normal, muy constante y muy preciso, en tanto que las influencias que rodeaban al animal permanecían rígidamente constantes. Este perro tenía 10 reflejos condicionados alimenticios, seis positivos y cuatro negativos (de diferenciación). De entre los positivos, tres eran auditivos y tres visuales. La campanilla, que era el más intenso de los estímulos auditivos, provocaba una amplia secreción. Los tres reflejos visuales eran iguales en su efecto secretorio, y más pequeños, aproximadamente, en un tercio que el auditivo. Un poco después de la inundación, el perro fué llevado a la sala de trabajos y colocado en la mesa de operaciones. El animal se mostró anormalmente intranquilo, y todos los reflejos condicionados estaban prácticamente ausentes, y aun cuando de

ordinario este animal era voraz, permaneció en esta ocasión sin querer probar la comida y hasta apartando su vista de ella. Durante tres días el perro permaneció en el mismo estado, si bien de propósito no se le administró comida. Al considerar varias posibles interpretaciones, nosotros sacamos la conclusión de que esta conducta extraordinaria del animal pudo ser todavía el post-efecto de la inundación, adoptando el método siguiente para combatir esta perturbación.

En lugar de dejar al animal solo durante el experimento, el experimentador permaneció con él en la misma sala, y yo conducía el experimento desde fuera. Todos los reflejos se restauraron, y en el primer experimento el animal comió con avidez; pero fué suficiente que el experimentador abandonara al animal, para que de nuevo se presentasen todos los síntomas anormales. Con el fin de restablecer de un modo permanente los reflejos, fué necesario adoptar la conducta de entrar y salir alternativamente en la sala de experimentación durante un período considerable de tiempo. Al onceno día de este tratamiento, se utilizó un estímulo condicionado que no se había utilizado desde antes de la avenida, y que era precisamente la campanilla, estímulo que provocaba anteriormente una gran secreción. Después de la aplicación del sonido de la campanilla, todos los demás reflejos desaparecieron: el animal rechazó la comida, se hizo muy excitable y fijaba tenazmente la mirada en el suelo.

Bajo la influencia del mismo estímulo especial, la presencia del experimentador en la sala de operaciones, el reflejo fué de nuevo restaurado; pero la repetición del estímulo de la campanilla, después de un intervalo de cinco días, produjo otra vez la perturbación. La campanilla fué entonces aplicada sólo cuando el experimentador estaba en la habitación con el animal, pero las relaciones normales sólo se restauraron gradualmente y muy lentamente. En muchas ocasiones se observó una fase de nivelación de los reflejos, después del estímulo de la campanilla, los reflejos disminuían muy a menudo y el animal declinaba la comida. Los reflejos normales fueron obtenidos a los cuarenta y siete días de experimentación; esto es, dos meses después de la inundación. Nosotros hacemos ahora el siguiente experimento. Una pequeña corriente de agua se hizo entrar por debajo de la puerta de la sala de experimentación, en donde se encontraba el animal. El agua formó un pequeño pozo

cerca de la mesa de operaciones, y he aquí el resultado de los experimentos:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 17 de Noviembre de 1924.		
10 h 15′ .	Metrónomo 120.	15 1/2	
24′ .	Fuerte iluminación de la habitación	9	
36′ .	Timbre.	17	
46′ .	Aparición de un círculo .	9	
59′ .	Silbato.	15	
11 » 11′	Metrónomo 80 (diferenciación)		Come vorazmente.
20′ .	Metrónomo 120.	12 1/2	
30′ .	Aparición de un cuadrado (diferenciación) . .	0	
41′ .	Aparición de un círculo .		
50′ .	Timbre.	17	
	A las 11 h 59′ se arrojó el agua en la habitación del perro.		
12 h 02′ .	Fuerte iluminación de la habitación	0	El perro de un salto se pone en pie, y mira con intranquilidad al suelo, revolviéndose por el tabladillo. Sobreviene disnea. Los excitadores sólo sirven para acentuar esta reacción. La comida ni siquiera la mira.
07′ .	Metrónomo 120.	0	
15′ .	Silbato.	0	
25′ .	Timbre.	0	
32′ .	Círculo	0	

Varios meses después, cuando los reflejos fueron completamente normales y la campanilla no había sido utilizada hacía largo tiempo, una primera aplicación de la campanilla dió lugar a un reflejo, que fué de mayor intensidad que los reflejos a los otros estímulos; pero al repetir el estímulo de la campanilla diariamente y por varios días, el efecto secretor disminuyó gradualmente, y, finalmente, el estímulo de la campanilla no sólo fué completamente inefectivo por sí mismo, sino que su aplicación condujo también a la disminución de todos los demás reflejos. Es de interés el hecho de que en este punto el experimento, la presencia, no sólo del experimentador en la sala del animal, sino también sus vestidos, colocados a la vista del animal, fué suficiente para restaurar los reflejos.

Evidentemente, bajo el efecto de un estímulo extremadamente poderoso y no corriente, las células corticales, que en este perro tienen ya una tendencia a la inhibición, adquieren de un modo permanente una mayor susceptibilidad a la inhibición. Estímulos a los que el perro había sido durante un considerable tiempo indiferente y también agentes poderosos, que habían actuado antes como estímulos condicionados (campanilla), producían un efecto inhibidor intenso sobre los elementos corticales, disminuyéndose la resistencia de los mismos. Componentes minúsculos del estímulo extraordinario, representado por la avenida, fueron suficientes para evocar la misma reacción anormal.

El perro sobre el que se realizaban los experimentos descritos al detalle al comienzo de la presente lección ha pasado también a través de la experiencia de la inundación con perturbaciones que, aun cuando basadas en una predisposición semejante a la inhibición, tomaba, sin embargo, un carácter algo diferente del observado en el primer perro. Damos a continuación dos experimentos, el uno realizado el día antes de la inundación y el otro al tercer día después de la misma, 22 y 26 de Septiembre de 1924.

He aquí un experimento, la víspera de la inundación:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	EXPERIMENTO DEL 22 DE SEPTIEMBRE DE 1910.	
12 h 55'.	Metrónomo 120.	6
58'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	3 1/2
1 » 03'.	Metrónomo 60 (diferenciación) . . .	0
13'.	Lámparas eléctricas.	4
28'.	Tono fuerte.	7 1/2
	El tercer día después de la inundación, 26 de Septiembre de 1924, el experimento fué de la siguiente forma:	
2 h 42'.	Metrónomo 120.	2 1/2
50'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	2
55'.	Metrónomo 60 (diferenciación). . . .	3 1/2
3 » 02'.	Metrónomo 120.	1 1/2
06'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	0
16'.	Metrónomo 120.	2 1/2

En el experimento del 26 de Septiembre, el animal aceptó la comida, pero los reflejos condicionados positivos fueron disminuídos y el máximo de efecto secretor fué obtenido por el estímulo negativo. A continuación se realizaron experimentos en los que, por un largo plazo de tiempo, no fué utilizado el sonido inhibidor del metrónomo. Los reflejos positivos fueron satisfactorios y muy aproximados a lo normal; pero precisamente ahora la aplicación simple de un estímulo inhibidor en cualquier experimento dió por resultado que todos los reflejos condicionados fueron grandemente disminuídos o incluso abolidos, no sólo en el experimento dado, sino durante varios días seguidos.

He aquí los experimentos:

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	Experimento del 6 de Octubre de 1924.	
12 h 05'.	Metrónomo 120.	5
10'.	Tono fuerte.	5
20'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	2
25'.	Tono fuerte.	4
33'.	Metrónomo 60	0
36'.	Idem 120.	0
43'.	Excitación mecánica de la piel. . . .	0
	Experimento del 20 de Octubre de 1924.	
11 h 41'.	Tono débil.	6
46'.	Metrónomo 120.	7 1/2
51'.	Idem 60	0
56'.	Tono fuerte	0
12 h 01'.	Timbre	5
06'.	Lámparas eléctricas.	0
11'.	Metrónomo 120.	1 1/2

Durante el período en que los reflejos condicionados recobraron su actividad, cuando el estímulo inhibidor no fué utilizado, pudieron observarse todas las diferentes fases de transición entre la inhibición completa y el efecto normal positivo. En el comienzo, la recuperación fué favorecida por el método usual de interrumpir los experimentos durante unos pocos días y acortar la acción aislada

de todos los estímulos condicionados, pero pronto este procedimiento llegó a ser insuficiente. Uno de los reflejos, al comienzo de un experimento, poseía algún efecto, aunque débil, pero los restantes quedaron anulados. El animal permanecía inmóvil, letárgico y persistentemente declinaba la comida. Como medida final se realizó un experimento, dejando al animal libre sobre el suelo y no sobre la mesa de experimentos. El beneficioso efecto de este método, que alejaba en los perros algo de la influencia inhibidora de la mesa de experimentación y que parcialmente introducía un impulso excitador por parte de los músculos y las articulaciones, resultó también una medida eficaz. Los reflejos retornaron gradualmente y progresivamente, aumentaban en intensidad. El animal aceptó la comida y se restablecieron de nuevo las relaciones normales. La administración del estímulo negativo condujo durante los primeros siete días a la desaparición de los reflejos para todo el resto del experimento. El efecto inhibidor no fué tan aparente al comienzo del experimento como en los días siguientes. En el curso de las dos semanas sucesivas, el post-efecto inhibidor prolongado desapareció gradualmente y el estímulo inhibidor pudo ser practicado durante un experimento más a menudo. El estímulo inhibidor diferenciado fué repetido varias veces en cada experimento y la concentración de la inhibición fué acelerada por la aplicación inmediata del correspondiente estímulo positivo. Pero sólo después de dos meses de experimentación con el animal sobre el suelo y ocho meses después de la inundación fué posible retornar a los experimentos corrientes con el animal sobre la mesa de operaciones.

Se ve así que el estímulo poderoso y no corriente que nacía de la inundación aumentó la susceptibilidad de los elementos corticales a la inhibición en tan gran extensión, que precisamente una mínima intensificación de la inhibición del exterior, en forma de un estímulo inhibidor condicionado hace imposible por un largo tiempo la existencia de reflejos condicionados positivos bajo las condiciones ordinarias de experimentación.

Todos estos experimentos demuestran claramente que un estado crónico patológico de los hemisferios puede desarrollarse por una u otra de dos causas: primera, un conflicto entre la excitación y la inhibición, que la corteza por sí misma es incapaz de resolver, y segunda, la acción de un estímulo extremadamente poderoso y no corriente.

Yo he de describir todavía el estado patológico de otro animal (experimentos del Dr. VISHNEVSKY); pero, desgraciadamente, yo no puedo afirmar de un modo definitivo si su estado presente depende sólo de un defecto congénito que haya sido acentuado por sus condiciones generales de vida, edad, preñez, etc., o si fué producido por el estímulo de la inundación, como en el caso de los dos animales anteriores. Este animal fué descrito en la lección precedente como perteneciente a un tipo extremadamente inhibidor. Antes de la inundación, él no había sido observado durante un largo tiempo y lo mismo después de este accidente, pues no lo fué hasta unos cuatro meses después. Ya se ha dicho que durante un largo tiempo antes de la inundación este perro fué utilizado para un considerable número de experimentos. Ahora, y a despecho de todas las medidas terapéuticas que le han sido aplicadas, este animal no ha podido ser empleado en nuestros corrientes experimentos, y, por tanto, lo único que se puede hacer es analizar su estado. La esfera de acción de la vida normal de este animal es extremadamente pequeña. En el laboratorio reacciona a los más pequeños estímulos por una reacción de defensa pasiva (por un reflejo investigador, que es seguido inmediatamente por una inhibición de todos los movimientos, rechazando, incluso la comida), y como una excepción a esto, él cae en estado de sueño. Sólo por dos métodos se logra volver a este perro al estado que es habitual en los demás; o hay que adoptar una rápida transición del estímulo condicionado a su refuerzo con comida (uno o dos segundos de su comienzo), o el experimento debe ser realizado estando el animal sobre el suelo y moviéndose continuamente junto con el experimentador. En el último caso, el animal va tras el experimentador durante todo el experimento; pero aun así, el refuerzo del estímulo condicionado no debe ser muy retardado.

Ambos métodos dan lugar a que el perro no reaccione a las pequeñas variaciones del medio que le rodea de la misma manera que antes ocurría; así que es capaz de tomar la comida, lo cual sólo interrumpe bajo la acción de estímulos externos muy intensos. Los reflejos condicionados comienzan a retornar bajo estas condiciones. Pero basta aumentar de cinco a diez segundos el intervalo entre el comienzo del excitador condicionado y la comida, para que el animal se haga somnoliento y hasta llegue a dormirse mientras come, e incluso sobre la vasija en que se le presenta la comida. Este estado extraordinario del sistema nervioso debe ser conside-

rado como un estado de extenuación extrema de las células de la corteza cerebral, y es un ejemplo perfecto de la llamada debilidad irritable. Esta perturbación tiene, sin duda alguna, su asiento en los elementos corticales, teniendo en cuenta que las delicadas reacciones de los analizadores nerviosos son esencialmente una función intrínseca de la corteza cerebral. Actualmente me ocupo de una investigación detallada sobre este perro.

LECCIÓN 19

Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral como resultado de lesiones quirúrgicas: a) Perturbaciones generales de la actividad cortical. b) Perturbaciones del analizador acústico.

HABIENDO obtenido un concepto objetivo bastante amplio de la actividad fisiológica de la corteza cerebral, es natural pensar que debíamos aplicar el método de los reflejos condicionados al estudio de las localizaciones corticales de las funciones, con el fin de determinar la importancia de las diferentes partes del cerebro para el funcionalismo de la corteza considerada como una entidad. En esta dirección hicimos algunos experimentos ya en las primeras etapas de nuestras investigaciones (véase mi comunicación al Congreso Internacional de Medicina, de Madrid, en el año 1903). El único medio que teníamos a nuestra disposición para este estudio consistía en observar los efectos de la destrucción parcial o de la extirpación completa de diferentes partes de la corteza cerebral. Pero este método presenta desventajas fundamentales, teniendo en cuenta que él presupone una lesión mecánica, de lo más rudo, en lo que se refiere a la delicada estructura y funciones del órgano que estudiamos. Imaginaos que para penetrar en la actividad de una simple máquina que haya salido de la mano del hombre nosotros procediéramos quitando una parte mayor o menor de dicha máquina, para deducir de lo que aconteciera, el carácter y las particularidades de dicha máquina. Pues bien; el método usualmente aplicado para el estudio de los hemisferios es esencialmente tan primitivo y tan grosero como se deduce de lo que acabamos de describir. Con el martillo y el cincel o la sierra nosotros abrimos la caja cerebral, y con cuchilletes apropiados y rompiendo los vasos sanguí-

neos y dislacerando el delicado tejido nervioso, nosotros operamos sobre el cerebro. Pero es tal la maravillosa resistencia funcional y la peculiar vitalidad de la sustancia viva, que a despecho de tan groseras manipulaciones, a veces en el intervalo de un día, no podemos observar, incluso con la más exacta investigación, nada anormal en los animales sometidos a estas grandes operaciones. Estos métodos primitivos no nos proporcionan resultados satisfactorios. Pero el fisiólogo no se debe satisfacer con métodos tan burdos y debe aplicar todos los nuevos perfeccionamientos técnicos de la ciencia, con el fin de encontrar métodos apropiados para el estudio del delicado mecanismo funcional de los hemisferios cerebrales. Naturalmente, los métodos actuales de investigación de la corteza por medio de la extirpación de sus diferentes partes conduce a estados patológicos, y las deducciones que de ellos se obtienen, en lo que se refiere a la corteza cerebral, no pueden estar exentas de errores. Como la función especial de la corteza cerebral es establecer nuevas conexiones nerviosas para asegurar la perfecta correlación funcional entre el organismo y el medio que le rodea, cualquier perturbación en alguna de sus partes se reflejará sobre el mecanismo entero. Pero junto a esta influencia directa del proceder operatorio, que razonablemente debemos esperar que con el tiempo espontáneamente disminuya, hay todavía otra serie de complicaciones, resultado de las operaciones que aparecen más tarde y que se refieren especialmente al desarrollo de lesiones cicatriciales, que sean el punto de partida ulterior de irritaciones mecánicas sobre las partes del cerebro que les rodee y que conduzcan a fenómenos de excitación nerviosa, y, por otra parte, estas lesiones cicatriciales pueden perturbar también por sucesivas presiones dislaceraciones y rupturas de la sustancia cerebral. Desgraciadamente, yo cometí, al aplicar este método, un grave error. Con el fin de evitar las hemorragias durante la operación, yo utilicé el método siguiente: algún tiempo antes de la operación yo extirpé el músculo temporal que cubre el hueso de este nombre, y esto daba por resultado una atrofia parcial de los huesos de la calavera, lo cual daba por resultado el poder abrir el cráneo sin que apenas se derramase una gota de sangre. Pero no conté con el hecho de que la dura madre se atrofiaba asimismo de un modo considerable, y a consecuencia de esta atrofia se hacía seca y quebradiza y no era posible cubrir con ella completamente la herida operatoria. Como resultado de esto, los

tejidos internos se ponían en contacto íntimamente con los externos, dando lugar a cicatrices retráctiles entre el tejido cerebral mismo y los tejidos externos. Casi todos los animales operados de esta forma sufrieron ataques de convulsiones, que en algunas ocasiones comenzaban a las cinco o seis semanas después de la operación.

Algunos animales morían al primer ataque; pero, por término general, los resultados no eran tan desastrosos y las convulsiones se repetían a intervalos indeterminados de tiempo. En el curso de varios meses estos intervalos se hacían más pequeños y las convulsiones, por consiguiente, aumentaban en número y también en intensidad, conduciendo a una perturbación profunda de la actividad cortical y a veces también a la muerte del animal. Las medidas terapéuticas aplicadas en forma de anestesia repetida o extirpación de la cicatriz conducían a veces a resultados algo satisfactorios, pero la mayor parte de las veces eran ineficaces.

Junto a las dificultades debidas a la lesión quirúrgica, el experimentador debe tener en cuenta otra ulterior dificultad, que es especialmente pronunciada en el caso de los hemisferios cerebrales. En el organismo vivo existen multitud de mecanismos diferentes, por medio de los cuales se realiza una compensación funcional de las partes que han sufrido lesión o destrucción. En el caso del sistema nervioso, estos fenómenos de compensación vicariante alcanzan su grado mayor. Esto es muy bien conocido en el caso de la médula espinal, en donde estas compensaciones son facilitadas por la variada y complicada distribución de las fibras nerviosas; asimismo es evidente esta función vicariante en el sistema nervioso periférico. El efecto de la destrucción mecánica de partes localizadas es neutralizado así en una amplia extensión por la compensación. En las partes más nobles del sistema nervioso central que regulan la mayor parte de la actividad interna y externa del organismo, el principio de compensación vicariante debe ser todavía más pronunciado.

Teniendo a nuestra disposición el método de los reflejos condicionados, referidos a los diferentes analizadores individuales, nosotros intentamos determinar y estudiar las perturbaciones patológicas que afectan a la corteza cerebral por entero y que siguen a la extirpación de una u otra parte y también utilizar este estudio, en cuanto sea posible, en la investigación del problema de la estructu-

ra general de los hemisferios y de la significación de sus diferentes partes.

El primer cambio que sigue a la extirpación de alguna parte de la corteza es la casi invariable desaparición de los reflejos condicionados; pero en la mayoría de los casos son sólo los reflejos condicionados *artificiales* los que desaparecen; esto es, aquellos que han sido establecidos en el laboratorio, siendo, por lo tanto, de adquisición muy reciente y muy poco practicados. Cuando los reflejos condicionados *naturales* han desaparecido también, ellos son los primeros en reaparecer, pero generalmente no desaparecen, y pueden ser observados si se investigan inmediatamente después de que el animal haya recobrado su sensibilidad al cesar la anestesia. Ejemplos de la mayor abundancia de reflejos condicionados a los estímulos naturales, en comparación con aquellos establecidos a estímulos artificiales, se observan en cualquier investigación fisiológica de extirpación parcial de la corteza y no hay necesidad de dar ningún ejemplo especial. Como regla general, los reflejos condicionados desaparecen después de la operación, tanto si ésta ha sido realizada sobre uno solo o sobre ambos hemisferios y sea cualquiera el punto en que hayamos operado. La ausencia de los reflejos artificiales persiste por un tiempo variable entre un día y varios meses.

Por regla general, cuanto mayor es la lesión, tanto más prolongada es la ausencia de los reflejos; pero, sin embargo, existen no pocas excepciones a este respecto. Incluso en animales, en los que las operaciones fueron aparentemente idénticas, tanto en lugar como en intensidad de lesiones, se pudieron observar grandes variaciones en cuanto a la extensión de tiempo en que los reflejos condicionados estaban ausentes. Es muy probable que, aparte de la destreza con que la operacióa pudo ser realizada, la extensión de la irritación y la destrucción de los tejidos dependa de peculiaridades anatómicas y funcionales del animal operado. Después de la operación, los reflejos condicionados no aparecen de una vez, sino con un cierto orden que depende, no sólo como ya se dijo de la estabilidad del reflejo, sino también de la localización de la lesión. En términos generales, se puede decir que los reflejos que pertenecen a aquellos analizadores que están más distantes del lugar de la lesión, son los que recobran su actividad más pronto. Por ejemplo, después de la extirpación del *girus piriformis* (experimentos del doc-

tor ZAWADSKY), los reflejos condicionados de la superficie de la boca *(el reflejo al agua* que nosotros trataremos posteriormente) reaparece hacia los once días, el reflejo al olor del alcanfor a los dieciocho días, el reflejo a un aumento de la iluminación general de la habitación a los veinticinco días, mientras que los reflejos a los estímulos condicionados táctiles no se restablecen hasta los treinta y y cinco días. Los experimentos demuestran que la influencia perturbadora se ha extendido desde el punto de la lesión sobre la masa total de los hemisferios y después ha ido desapareciendo hasta el punto de origen. Esta influencia perturbadora es debida a la irritación causada por la lesión. Se ha demostrado que la influencia de los estímulos muy intensos y el conflicto entre procesos nerviosos de signo opuesto conduce a un post-efecto inhibidor prolongado. Es natural esperar el mismo resultado de la destrucción quirúrgica de una porción de la corteza cerebral.

Cuando, finalmente, se restablecen los reflejos condicionados, no solamente alcanzan su proporción normal, sino que algunas veces hasta la rebasan, intensificándose y haciéndose más estables, al mismo tiempo que, al compás de esto, se destaca el debilitamiento del proceso de inhibición. En nuestros experimentos existen muchos ejemplos de los que acabamos de describir. Así, después de la extirpación de una parte del área acústica de H. MUNK en dos perros, los reflejos alimenticios condicionados no sólo se restauran por completo, sino que aumentan considerablemente en intensidad y se llegaron a hacer constantes en el curso de un experimento aislado, mientras que antes de la operación ellos disminuían considerablemente hacia el final del experimento (experimentos del doctor ELIAZON). El aumento en intensidad de los reflejos condicionados fué todavía mayor en otro perro, después de la extirpación de los lóbulos occipitales. Los reflejos alimenticios en este perro, medidos antes de la operación, eran de una o dos gotas durante la acción aislada del estímulo condicionado y después de la operación fueron de 15 gotas (experimentos del Dr. KOUTRIN). En muchos perros se ha observado después de una operación una prolongación muy definida de la secreción salival que sigue a la administración de un estímulo absoluto; la longitud de tiempo requerida para la extinción completa del reflejo se hace en muchos perros muy prolongada; el desarrollo de la diferenciación y de la inhibición condicionada, muy dificultosa, y muy a menudo se observa secreción salival en el in-

termedio de la aplicación de los estímulos, lo cual no había sucedido antes. Esto último es más probable que suceda por desinhibición del reflejo a los estímulos que rodean al perro (véase la lección 7.ª). Una cuestión todavía no resuelta es si la debilitación del efecto inhibidor es el resultado de un aumento en la intensidad del proceso excitador o si el proceso excitador es revelado por la debilitación de la inhibición misma.

Otra peculiaridad con respecto a la inhibición se observa después de las operaciones quirúrgicas. El proceso inhibidor se hace inerte, y por decirlo así, inflexible. Como se vió antes en los animales normales, el post-efecto inhibidor se hace, con la práctica, concentrado en relación a su duración más bien que a su extensión. En el período post-operatorio esta concentración se hace extremadamente lenta e imperfecta. Esta inercia del proceso inhibidor se observa, no sólo en los reflejos que pertenecen al analizador que ha sido quirúrgicamente extirpado, sino también a los reflejos pertenecientes a otros analizadores (experimentos del Dr. KRASNOGORSKY).

De esta manera, cuando nosotros extirpamos una parte de los hemisferios, con el fin de comprobar las funciones de la parte extirpada, el resultado se complica extraordinariamente en el primer período después de la operación, por el efecto general que esta operación ejerce sobre el funcionalismo de la totalidad de los hemisferios. Aun cuando esta complicación enojosa desaparece lenta y gradualmente, es seguida, como ya hemos mencionado, por una segunda complicación, que afecta a los hemisferios en su totalidad y que depende del desarrollo de su tejido cicatricial. El efecto de este proceso de cicatrización es muy variable en los diferentes casos. Después de una misma operación, el efecto del desarrollo de la cicatriz es en algunos casos muy intenso y grave, en otros casos es lento y débil. Desgraciadamente, lo primero es el caso más común en nuestros experimentos. El efecto más corriente del proceso de cicatrización consiste en los ataques recurrentes de convulsiones, pero algunas veces afectan a la totalidad del cuerpo y otras veces se localizan en un grupo de músculos. Estos efectos explosivos de la excitación en los hemisferios tienen un post-efecto muy pronunciado sobre la actividad de los mismos. A este respecto tenemos que diferenciar los cambios que siguen a los ataques débiles y espaciados de aquellos que siguen a los ataques intensos y frecuentes.

Comenzaremos por considerar el efecto del primero. Al observar los reflejos condicionados de día en día es posible, muy a menudo, predecir la aproximación de un ataque de convulsiones con toda seguridad. Si súbitamente y sin una causa clara los reflejos condicionados disminuyen en intensidad y después desaparecen, ello es signo infalible de aproximación de un ataque de convulsiones. A veces es posible obtener un signo todavía más temprano, que consiste en la desaparición de la diferenciación, es decir, en una perturbación del proceso inhibidor. Después que un ataque ha pasado, la recuperación del reflejo condicionado tiene lugar en un espacio de tiempo de longitud variable, siendo a veces de unas horas y otras veces de varios días. En algunas ocasiones, la recuperación de reflejos condicionados adquiere un carácter más complicado. Inmediatamente después de la terminación del ataque, los reflejos condicionados estaban todavía presentes, pero algún tiempo después ellos desaparecen por un considerable espacio de tiempo. Esto puede explicarse posiblemente por una irradiación inicial de la explosión de excitación, seguida posteriormente por una concentración y por una inducción negativa. En lo que se refiere al efecto de los ataques frecuentes e intensos, hemos de decir que son muy variables. En un perro, ellos fueron la causa aparente de una sordera absoluta; otro perro que después de la operación se conducía normalmente con el hombre, con los demás perros y con la comida, comenzó después de un ataque serio de convulsiones a huir de todo, hasta que finalmente, en un nuevo ataque, perdió la vida. Un tercer perro, después de ataques numerosos y frecuentes, presentó síntomas muy peculiares. Nos ocuparemos de este perro con todo detalle posteriormente, pero mientras tanto describiré algunos síntomas. En este perro, después del ataque, todos los reflejos se restablecieron; pero, sin embargo, estos reflejos debían ser prácticamente simultáneos. Una demora cualquiera mayor de cinco segundos conducía a la desaparición del efecto condicionado, rechazando el animal la comida y entregándose al sueño. Claramente, el perro sufría de un estado crónico de debilidad irritable, tal como se describe en otro perro al final de la lección precedente. Después de cada nuevo ataque, este síntoma peculiar se hacía más pronunciado. Es natural considerar este cambio como debido a la extenuación funcional de los elementos corticales como consecuencia de las convulsiones. Los elementos corticales, ahora, bajo la acción de los estímulos ex-

ternos, sufrían rápidamente una transición al estado de inhibición; la conexión de este estado con el sueño ha sido tratada anteriormente. En este perro, el agotamiento funcional, lo mismo que la excitabilidad, que era su causa, afectaba a la corteza por entero. Pero a menudo quedaba restringida al analizador particular que había sido más directamente afectado por la intervención quirúrgica. Ejemplo de esto se dará más tarde.

En algunos casos, el efecto de la cicatriz se manifiesta de una manera diferente, siendo limitado a una hiperexcitabilidad de los analizadores distintos del motriz y, por consiguiente, no asociado a convulsiones. Un perro, después de la extirpación de los lóbulos frontales (experimentos del Dr. Babkin), se restableció pronto de los efectos de la operación, pero dos meses más tarde se le desarrolló una hiperestesia cutánea extrema que duró diez días. El animal aullaba al menor contacto o movimiento, y después de un ataque de convulsiones sucumbió. Evidentemente, la cicatriz en el analizador cutáneo sirvió como fuente de irritación del área cortical conexionada con los receptores lesionados (subjetivamente enfermos), si verdaderamente tal analizador cutáneo existe en una forma independientemente localizada.

Un caso todavía más interesante lo dió otro perro después de la extirpación parcial de la parte cortical del analizador cutáneo (experimento del Dr. Erofeeva). Después de mes y medio de la operación tuvo lugar un violento ataque de convulsiones. Durante este ataque el animal fué sometido a una nueva operación; la cicatriz, que se había extendido considerablemente más allá del sitio original de la lesión, fué extirpada cuidadosamente. Las convulsiones no aparecieron después de la operación, pero se desarrolló otra forma de perturbación que duró varios días. Cuando cualquier experimentador o la comida caía en el campo de visión del ojo izquierdo (el animal había sido operado del ojo derecho), él separaba la vista y mostraba signos de extrema excitación. Cuando los estímulos eran aplicados sobre el lado derecho del animal no se producía reacción anormal. Algunas veces, hallándose en libertad, el perro miraba súbitamente al lado izquierdo, saltaba y echaba a correr sin rumbo fijo. Esto puede ser explicado, si suponemos que algunas porciones que quedaban de la cicatriz irritaban directamente el analizador visual de un lado, produciendo una dislocalización del efecto del estímulo externo al caer sobre la retina, alterando considerablemen-

te la significación de los reflejos, produciendo en la corteza cerebral del perro una impresión extraordinaria, a la que el animal reaccionaba de la misma manera que un perro normal ante un estímulo visual extraordinario. En una palabra, la cicatriz produjo un fenómeno de irrupción. Evidentemente, lo mismo debió suceder en el perro anteriormente mencionado, en el que, después del ataque convulsivo, huía de todas las personas que le eran conocidas, y si se le daba comida, daba muestras de una excitación general violenta. Es probable que la explosión de la excitación resultante de la cicatriz, después de haber desaparecido del área motora de la corteza, fuese retenida por algún tiempo en el analizador visual. Es legítimo considerar estos casos como equivalentes de perturbaciones epilépticas del analizador motor.

Las observaciones anteriores nos condujeron al planteamiento de investigaciones detalladas de los efectos del estímulo directo de los diferentes analizadores corticales. Colocando electrodos en los diferentes puntos de los hemisferios cerebrales, nosotros esperábamos producir en nuestros perros, por medio de la corriente eléctrica, cambios definidos en las reacciones a nuestros estímulos condicionados visuales. Las dificultades de técnica serán salvadas y los experimentos están en curso.

Es de lamentar que la mayoría de nuestros experimentos de extirpación fuesen realizados en el período más temprano de nuestras investigaciones, cuando aún no habíamos establecido definitivamente los diferentes tipos del sistema nervioso de nuestros animales, ni teníamos conocimiento todavía de los efectos patológicos que surgían bajo la influencia de perturbaciones funcionales, sean o no quirúrgicas.

Después de esta revista general de los efectos de las intervenciones quirúrgicas de la corteza, nosotros describiremos en detalle los resultados obtenidos por el método de los reflejos condicionados en nuestros animales operados, con el fin de determinar la significación fisiológica de toda la corteza, así como la de sus partes más pequeñas.

En algunos de nuestros animales se hizo la extirpación de los hemisferios, y uno de ellos sobrevivió a la operación cuatro años y medio. Esta operación fué por primera vez realizada por Goltz; pero nuestros experimentos se hicieron con el objeto especial de determinar, por nuestro método, las relaciones de la corteza con

la alta actividad nerviosa del sistema nervioso del perro (experimentos del Dr. Zelionof). La conducta general de los animales, después de la extirpación completa de los hemisferios cerebrales, ha sido descrita en detalle en muchas ocasiones por el Dr. Zelionof; pero nosotros nos limitaremos aquí a las relaciones entre los reflejos condicionados y los grandes hemisferios. Teniendo en cuenta que todos los reflejos condicionados desaparecieron en estos perros después de la extirpación de los hemisferios y no pudieron ser obtenidos, ni antiguos ni nuevos reflejos, a despecho del más persistente refuerzo de los estímulos artificiales al investigar los reflejos condicionados naturales, nosotros concentramos nuestra atención sobre un reflejo condicionado peculiar, que, según nuestros antiguos experimentos en contraste a los otros reflejos condicionados, era extremadamente estable. Yo me ocuparé de lo que llamamos *reflejo al agua*, que se obtiene en respuesta al estímulo de la superficie receptora de la boca. Si nosotros, por medio de un aparato que se coloque en la boca del perro, inyectamos agua después de unas pocas inyecciones preliminares de ácido, el agua que bajo condiciones normales no provoca ninguna secreción salival (a lo sumo 1 ó 2 gotas), da lugar ahora a una secreción muy intensa. Evidentemente, el estímulo, por el líquido, de las terminaciones nerviosas de la membrana mucosa de la boca, coincidiendo con el efecto de la acidez, adquiere propiedades condicionadas, determinando esto una gran secreción salival, junto con una reacción física motora correspondiente al reflejo del ácido. El reflejo condicionado al agua, como nosotros demostraremos más tarde, posee todas las propiedades de un reflejo condicionado. En el perro que sobrevivió a la extirpación de los hemisferios durante más largo tiempo (cuatro años y medio), el reflejo al agua fué establecido antes de la extirpación de la última porción de los hemisferios. Esta extirpación se realizó en etapas. El reflejo dió lugar a 8 ó 10 gotas después de la inyección de 5 cc. de agua. Comenzando al sexto día después de la extirpación completa de los hemisferios, se hicieron varias inyecciones cada día, de una solución de ácido clorhídrico al 0,25 por 100 (cada inyección de 5 cc.; las inyecciones se practicaban en la boca, y, en total, se hicieron más de 500 inyecciones). Sólo después de siete meses de este proceder apareció una secreción salival al agua, que gradualmente aumentó en intensidad, hasta llegar a 13 gotas por la inyección de 5 cc. de agua. ¿Fué esto,

sin embargo, un reflejo condicionado? Definidamente, no; el reflejo en este caso difería fundamentalmente del reflejo condicionado al agua. La diferencia más importante fué que no podía ser sometido a extinción, lo cual ocurre con gran facilidad en el caso de los reflejos reales condicionados al agua en los animales normales cuando el agua se inyecta varias veces sucesivas sin ácido. En los animales decorticados, el efecto de las inyecciones repetidas de agua se hizo constante. Observando al perro después de la administración del agua, se reveló la verdadera naturaleza de este reflejo. Después de la inyección de agua, el animal mostró movimientos típicos, que, por otra parte, fueron observados sólo cuando el animal era sediento. El animal comienza a moverse de aquí para allá con la cabeza inclinada y olfateando como si buscara alguna cosa. Evidentemente, el contacto del agua con la mucosa de la boca ha provocado en el perro un enérgico reflejo alimenticio absoluto. Esto fué corroborado por el hecho de que los reflejos absolutos, reflejos salivales después de la extirpación de la corteza cerebral, disminuyen al principio; después, sin embargo, recobran gradualmente su intensidad y, finalmente, se hacen mayores que los normales.

Como conclusión final de estos experimentos, aunque con alguna reserva, hemos de considerar la corteza cerebral como el órgano esencial para mantener y establecer los reflejos condicionados, poseyendo a este respecto una función de síntesis nerviosa como no se encuentra en ninguna otra parte del sistema nervioso central.

De entre los analizadores individuales, al que más atención hemos prestado es al analizador acústico, y por él comenzaremos nuestra descripción. Después de la extirpación de los hemisferios cerebrales observamos en tres perros una sordera total. En dos de estos animales (experimentos del Dr. Kouitrin), la sustancia cortical fué extirpada en la parte posterior de ambos hemisferios, a partir de una línea situada por detrás del *gyrus sigmoideus*, se extendía hasta la parte superior del *gyrus sylviaticus* y después por la *fisura fossae sylvii*. La operación se realizó en dos etapas: primero en un lado y después en el otro. La sordera absoluta apareció inmediatamente después de la segunda operación. Uno de los perros vivió todavía nueve meses después de la operación; el otro, siete meses. En el tercer perro (experimentos del Dr. Makouski), la extirpación bilateral fué realizada por el *gyri sylviaticus posterior, ecto-*

sylvius posterior y *suprasylvius posterior*. En un lado se incluyeron también la mitad de las porciones frontales de estas circunvoluciones. La sordera total tuvo lugar al mes y medio después de la operación. El día anterior de la sordera se observó una debilitación del proceso inhibidor, y esto fué seguido durante la noche por un ataque de convulsiones. El animal vivió después de esto en aparente salud durante otro mes. En este período se establecieron nuevos reflejos condicionados a estímulos pertenecientes a los analizadores táctil, olfatorio y visual. El animal murió durante un ataque de convulsiones. Otros animales que fueron operados de la misma manera que el último continuaron reaccionando al sonido, aun cuando en algunos casos sobrevivieron largo tiempo después de la operación.

¿Cómo podemos explicar la pérdida absoluta de las reacciones acústicas? Teniendo en cuenta que debe ser considerado, como definitivamente probado, que después de la extirpación completa de la totalidad de la corteza los perros pueden continuar reaccionando al sonido, debe ser admitido que en los tres casos de sordera absoluta, descritos más arriba, debe haber alguna alteración de las células subcorticales o un desarrollo de la inhibición que se extienda a las áreas subcorticales. La última posibilidad no debe ser excluída, teniendo en cuenta que el examen histológico no demostró ninguna alteración en las células subcorticales; además, en el primero de los dos perros, una reacción general a la luz, que al principio había desaparecido enteramente, retornó dos meses después de la operación y hasta llegó a alcanzar el reflejo condicionado luminoso la magnitud que tenía antes de la operación. Además, sabemos que los impulsos que se originan en los hemisferios inhiben los reflejos de los centros más bajos. Si se acepta tal efecto inhibidor como causa de la sordera en el tercer perro, tenemos que suponer que esta inhibición se extiende sólo a través de las ramificaciones del analizador acústico sin que intervengan otros analizadores.

Como regla general, las reacciones motoras y auditivas (elevación de las orejas y levantamiento de la cabeza), después de la extirpación de los lóbulos temporales o de la totalidad de la mitad posterior de ambos hemisferios, se restablecen a las pocas horas o un día o dos a lo sumo, y en algunas ocasiones no llegan a desaparecer. Esta reacción general al sonido constituye un reflejo investigador absoluto, que pertenece a las regiones subcorticales,

teniendo presente que ella persiste en los perros, incluso después de la extirpación de toda la corteza cerebral. El resto de reacciones auditivas debe ser atribuído a la corteza cerebral, y estas funciones del analizador acústico desaparecen primeramente después de las operaciones limitadas descritas anteriormente; después se restablecen, pero nunca, sin embargo, de un modo completo.

Cuando después de la extirpación bilateral de los lóbulos temporales se ha restablecido el reflejo investigador al sonido, como así los reflejos condicionados a estímulos pertenecientes a otros analizadores, se encuentran ausentes todavía todos los reflejos condicionados auditivos. Tal estado puede durar varios días o incluso varios meses, dependiendo esto de la extensión de la operación. Además, es importante que ambos lóbulos temporales sean extirpados a un tiempo o en dos operaciones que se sigan en un plazo corto de tiempo, primero a un lado y después al otro. Si las dos operaciones son realizadas a largo intervalo, la fase de desaparición completa de los reflejos condicionados auditivos puede faltar. ¿Qué significa la ausencia temporal de los reflejos condicionados auditivos? Varias interpretaciones son posibles. Primero, puede suceder que las células del analizador acústico que subsistan después de la operación sean incapaces de desarrollar un estado de excitación y bajo la influencia de los estímulos externos pasar directamente a un estado de inhibición, bien porque ellas hayan sido debilitadas por la operación, bien por su poco número o bien porque ellas estuvieran en reserva antes de la operación y no hubiesen sido mezcladas en la actividad general del analizador acústico. Segundo, es posible que después de la operación, la función analítica de la parte cortical del analizador acústico esté tan disminuída que todos los sonidos que ahora afectan al perro, de dentro o de fuera del laboratorio, adquieran cualidades idénticas y, por consiguiente, coincidan frecuentemente con el estímulo absoluto, con el resultado, de que la significación condicionada del estímulo acústico definido desaparezca por extinción. Finalmente, es posible que, bajo la influencia de la operación, la actividad sintética del analizador acústico, mezclada al mantenimiento o establecimiento de los reflejos condicionados, se debilite por sí misma o temporalmente desaparezca. Experimentos especiales fueron realizados con el fin de aclarar estas suposiciones (Dr. Krijanovsky).

Se hizo la prueba de un estímulo auditivo como inhibidor con-

dicionado. En un perro con un reflejo alimenticio al aroma del alcanfor se establecieron dos inhibidores condicionados, uno a un estímulo táctil y otro a un estímulo auditivo (*re* del diapasón acústico, 288 vibraciones por minuto). Tres días después de la extirpación bilateral de los lóbulos temporales reapareció el reflejo condicionado positivo al alcanfor. El inhibidor condicionado permaneció prácticamente sin ningún efecto por varios días; pero desde el día 12 ofreció una completa inhibición. Se vió, además, que ningún otro sonido producía el mismo efecto inhibidor que el inhibidor condicionado original. Todos los reflejos condicionados acústicos positivos habían desaparecido en esta época; ni el sonido del chapoteo del ácido, ni el sonido del estrujamiento de los bizcochos, que bajo condiciones normales desenvolvían reflejos condicionados con extrema facilidad, evocaron en este caso ninguna respuesta condicionada. El hecho de que algún sonido actuase como un inhibidor condicionado real y no como un agente de inhibición externa, se comprobó por medio de la destrucción de la inhibición condicionada, reforzando la acción de la combinación inhibidora por administración de comida, y después restableciéndolas por discontinuidad del refuerzo. En experimentos de control se repitieron la misma destrucción y restablecimiento al inhibidor táctil condicionado. Se sigue de estos experimentos que los sonidos actúan como verdaderos inhibidores condicionados, y, por consiguiente, que el analizador fué capaz de realizar una función inhibidora, mientras que la función de excitación estaba ausente. En otras palabras, la función analizadora de la corteza fué alterada. Sólo varios días después de los experimentos anteriores reaparecieron los reflejos condicionados positivos al sonido.

En el segundo método utilizado para comprobar nuestras suposiciones, en particular la suposición de la generalización extremada de los sonidos, se utilizaron reflejos de larga huella, en los que, como es sabido, los estímulos se extienden más allá de los límites de un analizador simple. En el caso de reflejos de larga huella, estímulos neutrales toman el carácter de estímulos condicionales accesorios que actúan de la misma manera que los estímulos originales; esto es, la secreción comienza después del mismo período latente. Ahora se determinó comprobar si los reflejos accesorios condicionados a los estímulos auditivos eran todavía presentes en la época de ausencia de los reflejos específicos a este

estímulo. Para este fin, el perro tenía un reflejo de huella definido, establecido a un estímulo táctil, en el que la pausa entre el final del estímulo condicionado y el comienzo del estímulo absoluto fué de dos minutos. Generalmente, la secreción condicionada empezaba durante el segundo minuto de pausa. Diez días después de la extirpación completa de los lóbulos temporales reapareció el reflejo de huella al estímulo táctil. A los doce días un estímulo auditivo dió 8 gotas durante cuatro minutos; la secreción comenzaba durante el tercer minuto después de la terminación del estímulo. Al día diecisiete el mismo estímulo auditivo dió 38 gotas durante seis minutos; la secreción comenzaba, como en el caso de estímulo de huella primario, durante el segundo minuto de pausa. Sólo al treinta y cinco día el reflejo condicionado a la acción del estímulo auditivo condicionado apareció. Este experimento demuestra que el estímulo auditivo ha adquirido un carácter generalizado, así que el sonido, como estímulo general, continuaba actuando todavía, si bien los sonidos individuales han perdido su significación condicionada específica. Es, además, evidente que la función de síntesis no se perdió, y que, después de estos experimentos, la comprobación especial de la tercera suposición fué innecesaria.

Los dos tipos de experimentos descritos pertenecen, probablemente, a estados diferentes post-operatorios del analizador acústicos: el primero, en una época temprana, y el segundo, más tardía. Esto es más probable desde que en otros perros, que están sujetos a operaciones semejantes, nosotros observamos también una generalización del reflejo condicionado auditivo (experimentos del doctor BABKIN).

He aquí uno de estos experimentos:

Un reflejo alimenticio condicionado ha sido establecido a una serie descendente de tonos vecinos, y esto fué completamente diferenciado de la misma escala tomada en dirección ascendente. A los ocho días después de la extirpación de los lóbulos temporales, el experimento dió el resultado del cuadro siguiente:

Todos los estímulos, excepto la escala de tonos, fueron utilizados en forma *neutral;* esto es, que no fueron reforzados.

Se ve en estos experimentos que, junto a los estímulos condicionados auditivos, previamente establecidos, muchos otros sonidos, que hasta entonces no habían tenido significación condicionada, actuaran ahora como la escala descendente de tonos. Cuando

TIEMPO	Excitador condicionado durante 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segundos.	Observaciones.
11 h 15'	Serie de tonos descendente . .	7	Reforzado.
25'	Idem.	6	Idem.
33'	Un tono bajo débil	2	Sin reforzar.
36'	Golpes en un vaso de cristal. .	6	Idem.
39'	Palmadas con las manos . . .	1	Idem.
42'	Silbido con los labios.	3	Idem.
46'	Golpes en un vaso de cristal. .	5	Idem.
49'	Serie de tonos descendente . .	1	Reforzado.
55'	Golpes en un vaso de cristal. .	2	No reforzado.
58'	Idem.	1	Idem.
12 » 01'	Arañar en la mesa	0	Idem.
05'	Serie de tonos descendente . .	2	Reforzado.
15'	Idem.	6	Idem.
25'	Golpes en un vaso de cristal. .	4	No reforzado.

estos extraños sonidos se debilitaron en sus efectos, debido al no refuerzo, el estímulo condicionado también disminuyó considerablemente en su efecto. Al reforzar los estímulos condicionados, el efecto de los otros sonidos se aumentó también. El sonido, en su capacidad de estímulo condicionado, se ha hecho extremadamente generalizado, y su análisis se ha alterado hasta ser prácticamente despreciable. Cuando el poder de análisis comienza a reaparecer, su restablecimiento se hace con mucha lentitud. Primeramente, todos los sonidos musicales se distinguen de las otras clases de sonidos, como golpes y ruidos. La diferenciación entre los diferentes tonos permanece imperfecta por largo tiempo. En los experimentos del Dr. Banckin por ejemplo, la diferenciación entre los tonos simples sólo comienza a retornar gradualmente dos meses después de la operación.

La ausencia o la disminución de la función analítica del aparato nervioso acústico que acabamos de describir, es idéntica a lo que Munk llama sordera psíquica. Es imposible no ver la diferencia fundamental entre la interpretación puramente fisiológica y la psicológica de estos hechos. Según la definición de Munk, los animales *oyen, pero no comprenden*, y la experimentación se hace estéril al interpretar el término *entender*. Pero el punto de vista fisiológico abre un amplio campo experimental al investigar las diferentes etapas del restablecimiento de la función en el analizador acústico le-

sionado. Bajo condiciones normales, los sonidos son diferenciados según su intensidad, duración, carácter continuo o interrumpido, punto de origen y naturaleza (tonos, golpes, ruidos, etc.). Se debe esperar, y a este respecto hasta probar, que, al retornar hacia lo normal, el analizador acústico pasa a través de diferentes etapas de actividad, y sólo por una investigación detallada de estas etapas se puede esperar el conocimiento completo del mecanismo de análisis acústico.

Lo que acabamos de decir no completa el cuadro de las perturbaciones en las funciones del analizador acústico después de la extirpación de los lóbulos temporales. Queda todavía, probablemente la más importante, otra perturbación funcional. Se había dicho hace tiempo, por muchos investigadores, que, después de una operación sobre los lóbulos temporales, el perro cesa de responder a su nombre. Esto fué observado también en nuestros experimentos, y nosotros opinamos que esto puede ser explicado sólo por una desaparición del análisis especial del estímulo complejo condicionado auditivo. Con el fin de comprobar este punto especial, se llevaron a cabo experimentos por el Dr. Backin. Se establecieron estímulos condicionados a diferentes tonos aplicados con agrupación diferente o con intervalos diferentes entre ellos. Una agrupación definida fué utilizada para reflejo condicionado positivo; otra, para negativo (diferenciación). Estas diferenciaciones, ya mencionadas en la octava lección, fueron mucho más difíciles de establecer que las diferenciaciones a tonos simples. Junto a la diferenciación de estímulos complejos auditivos, se establecieron también diferenciaciones a tonos simples. Ambos lóbulos temporales fueron extirpados en estos animales.

Las perturbaciones que siguieron a la operación fueron exactamente idénticas en los cinco perros empleados para los experimentos. Mientras que la diferenciación de tonos simples, tarde o temprano, se restablecía con la misma precisión que antes de la operación (una diferenciación de intervalos de un tono simple), no hubo nunca la más ligera traza de restablecimiento de diferenciación de los estímulos complejos sucesivos, si bien la mayor parte de los perros fueron examinados dos o tres meses después de la operación, y uno de los perros por cerca de tres años. En el último perro (primeramente observado por el Dr. Koudrin) la parte posterior entera de los hemisferios fué extirpada como en los dos perros des-

critos anteriormente. La operación final fué realizada el 5 de Mayo de 1909. Los experimentos descritos fueron realizados hasta el fin del año 1911. Se establecieron reflejos condicionados alimenticios a una escala ascendente de tonos de 290, 325, 370 y 413 vibraciones por minuto y por separado a un tono del variador de tonos Stern de 1.200 vibraciones por minuto. Los reflejos se desarrollaron con bastante rapidez, y la diferenciación entre un tono de 1.200 vibraciones y un tono de 1.066 vibraciones fué intentado a través de etapas de 600 y 900 vibraciones por minuto. La diferenciación final se estableció sucesivamente. La diferenciación a una escala descendente de tonos no pudo realizarse, a despecho de 150 repeticiones de la escala descendente, contrastando con 400 de la escala ascendente. La reacción al nombre del perro tampoco tuvo lugar durante un período de tres años. El siguiente es un experimento de los que acabamos de reseñar:

TIEMPO	Excitador condicionado. aplicado en el curso a los 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas. a los 30 segundos.	Observaciones.
	Experimento del 15 de Marzo de 1912.		
2 h 10' . . .	Serie ascendente tonos . .	7	Reforzado.
29' . . .	» » » . .	5	Idem.
44' . . .	» » » . .	5	Idem.
55' . . .	» descendente » . .	6	No reforzado.
58' . . .	» » » . .	2	Idem.
3 » 02' . . .	» » » . .	2	Idem.
07' . . .	» » » . .	Huellas.	Idem.
12' . . .	» ascendente » . .	»	Reforzado.
20' . . .	» » » . .	4	Idem.

Al mismo grupo de experimentos pertenece probablemente el siguiente de un caso aislado del Dr. Eliason. Un reflejo condicionado alimenticio fué establecido a los acordes de tonos de un armonium 85, 256, 768 vibraciones por minuto. Cuando el reflejo alcanzó su máxima intensidad, se ensayaron por separado los diferentes componentes. Todos los tonos produjeron un efecto positivo más débil que al acorde, pero, aproximadamente, igual en intensidad entre sí. El efecto de los tonos intermedios fué extremadamente pequeño. Después de la extirpación de la porción anterior de los

lóbulos temporales, el efecto relativo de los diferentes componentes sufrió, un cambio, muy considerable. El efecto de las 768 vibraciones y los tonos vecinos desaparecieron, aun cuando el reflejo al acorde se restableció a los cinco días después de la operación. Los componentes más bajos del acorde, 85 vibraciones por minuto, cuando se investigaron aisladamente comenzaron a actuar con un gran vigor, siendo, su efecto a menudo igual que la totalidad del acorde. ¿Cuál puede ser la explicación de los resultados de estos experimentos? La primera explicación fué que los reflejos a los tonos musicales altos habían sufrido selectivamente un gran quebranto como resultado de la operación. Esto, sin embargo, se vió que era infundado, teniendo en cuenta que cuando el tono de 768 vibraciones fué reforzado, independientemente del acorde, alcanzó prontamente las propiedades de un estímulo condicionado intenso. Por desgracia, el perro sucumbió antes de haber terminado con él los experimentos. La ausencia de efecto a los tonos altos no puede ser atribuído a ninguna diferencia en intensidad de los tonos en el acorde, teniendo en cuenta que los tonos más altos eran más intensos que los tonos bajos. Las observaciones están de acuerdo con la teoría de la existencia de una parte especial del analizador acústico, en la que se efectúa la síntesis y el análisis de los estímulos complejos auditivos sucesivos y simultáneos (el área acústica de H. Munk). Tal parte del analizador acústico puede ser considerada como análoga a la proyección de la retina sobre partes definidas del analizador visual. Según esta suposición, la porción del analizador acústico en la corteza debe ser considerada como un campo especial receptivo en conexión con todas las partes del aparato acústico periférico, de tal manera, que, debido a las peculiaridades estructurales locales, especialmente favorables, facilitan la formación de las varias conexiones complicadas, que dan por resultado el establecimiento de los reflejos a los estímulos auditivos complejos más variados de la misma manera que a sus partes componentes. Una destrucción parcial de esta porción conduce a una destrucción, tanto del poder analítico como del sintético, de los estímulos complejos. Después de la extirpación completa de los lóbulos temporales se observan todavía reflejos condicionados auditivos (Dr. Kalischer y algunos de nuestros experimentos), y la diferenciación elemental puede ser todavía efectuada, mientras que después de la extirpación de toda la corteza desaparecen enteramente, y de un modo

permanente, todos los reflejos condicionados. Una conclusión puede ser sacada de esto, y es que en la corteza, junto a la parte especial del analizador acústico, deben existir otras partes dispersas más o menos extendidas en la masa cortical de los hemisferios y quizá en la totalidad de la corteza. Estos elementos, debido a su dispersión, no son capaces de tomar parte en interconexiones complejas, pero sí en análisis y síntesis elementales. Es posible que la simplificación o limitación de la actividad de las diferentes partes del analizador acústico aumente con su distancia al núcleo cortical del analizador.

La hipótesis de tal distribución de la parte cortical del analizador acústico y probablemente de otros, parece estar conforme con los hechos comprobados y abre un campo ilimitado a una investigación ulterior. Esto estaría de acuerdo también con la extensa dispersión de cada analizador (como veremos más tarde) entre los otros analizadores más allá de los límites de localización aceptados hasta ahora. Esto está también de acuerdo con la existencia de un *núcleo* especial en cada analizador, en donde, debido a la densidad y concentración excepcional de las unidades elementales del analizador dado, haría posible la alta actividad sintética y analítica de la corteza cerebral. Esto permitiría también explicar sin dificultad el mecanismo graduado de perfección de las partes remanentes de los analizadores, cuyas funciones son limitadas inmediatamente después de la lesión de su núcleo. Últimamente también podrían determinarse los límites hasta dónde podría extenderse este perfeccionamiento. En el perro últimamente mencionado, el análisis elemental de los tonos ha alcanzado probablemente el grado máximo posible; pero la pérdida del análisis y síntesis superiores se podían observar todavía después de tres años de experimentación.

La hipótesis que acabamos de indicar sugiere una multitud de problemas elementales, cuya validez deberá ser probada. En lo que se refiere al analizador acústico, antes de una extirpación parcial deberían aplicarse un gran número de estímulos complejos y varias diferenciaciones. Las propiedades generales diferentes de los estímulos elementales serían determinadas para cada perro, su umbral de intensidad, las condiciones bajo las cuales un estímulo positivo adquiere un carácter inhibidor, la movilidad de los procesos inhibitorios y el grado de su post-efecto, etc. Sólo los experimentos de esta

clase podrán demostrar definitivamente los cambios que tiene lugar como resultado de una operación, y cuán lejos estos cambios afecten las propiedades generales de los reflejos y qué cambios constituyen el resultado directo de destrucción de diferentes partes del analizador. Durante el período de restablecimiento de la función acústica después de la operación es preciso, como ya se dijo anteriormente, determinar los diferentes estados de transición. Es evidente que para la realización de todo esto es preciso asegurar ante todo la existencia del animal después de la operación, lo cual, desgraciadamente, no siempre se logra.

LECCIÓN 20

Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral resultantes de lesiones quirúrgicas.

(Continuación.)

c) En el analizador visual. - d) En el analizador táctil cutáneo. - e) Después de la extirpación de los lóbulos frontales. - f) En el analizador térmico cutáneo. - g) Después de la extirpación del «gyrus piriformis». - h) En el analizador motor.

LAS perturbaciones patológicas del analizador visual que describiremos a continuación no han sido estudiadas en nuestros laboratorios con la misma extensión que la del analizador acústico; pero tales experimentos nos permiten establecer relaciones semejantes en la actividad de los dos analizadores después de la extirpación de las correspondientes partes de la corteza cerebral.

Los experimentos realizados anteriormente por GOLTZ en los animales privados de la corteza cerebral demostraron que el reflejo investigador a la luz, en su forma más rudimentaria de reacción motora, se realiza merced al área subcortical, sin la cooperación de la corteza cerebral. Este, sin embargo, fué el único resultado de los experimentos de GOLTZ. Ni en este autor ni en los que le siguieron se puede encontrar ninguna otra indicación acerca de la existencia en tales animales de función alguna visual algo elevada.

En nuestros perros privados de la corteza cerebral (experimentos del Dr. ZELIONY) no pudo observarse de un modo definido y claro ni siquiera esta reacción elemental; por lo que puede considerarse indudable que la extensión de la función visual más allá de esta reacción, muy elemental y limitada, pertenece exclusivamente a la

corteza cerebral, exactamente como en el caso del analizador de la boca (reflejos al agua) y el analizador acústico en los experimentos anteriormente descritos. Se ha demostrado que, incluso en el caso del analizador primitivo de la boca, se pueden establecer conexiones no condicionadas en ausencia de los elementos de la corteza, si bien un análisis rudimentario puede ser todavía posible (tales perros rechazaron sustancias no alimenticias e irritantes). En el caso del analizador visual, no sería posible el establecimiento de reflejos condicionados al estímulo visual, exclusivamente a través del área subcortical.

De acuerdo con los observadores anteriores, incluyendo a Minkovski, nosotros obtuvimos una disminución muy definida del campo visual, ya en la dirección horizontal, ya en la vertical, en uno o en ambos ojos, según el sitio de la lesión en el lóbulo occipital, en uno o en ambos lados. Así, los objetos que caen dentro de las partes intactas del campo visual continúan evocando sus reacciones correspondientes, mientras que un cambio de posición pequeño de estos objetos no provoca ninguna reacción por parte del animal. Evidentemente, los lóbulos occipitales deben contener el núcleo del analizador visual, puesto que de la integridad del mismo depende la existencia de reflejos visuales que envuelven las formas más complicadas de síntesis y las más finas gamas del análisis fisiológico. Después de la extirpación bilateral de la totalidad del lóbulo occipital, ninguno de nuestros perros mostró signo alguno de visión objetiva durante la totalidad del tiempo que sobrevivieron a la operación (uno de los animales sobrevivió tres años). Ni el hombre, ni los animales, ni la comida, pudieron ser discriminados por la vista por estos animales. Nosotros esparcimos frecuentemente por el suelo, o colgamos con hilo a diferentes alturas, trozos de comida, pero ninguno de los perros que había sufrido la extirpación bilateral de los lóbulos occipitales se dirigía a la comida por medio de la vista, sino que más bien se orientaba con el auxilio del olfato o de los estímulos táctiles. Las limitaciones definidas del campo visual en los planos horizontal o vertical, que seguían a la destrucción de las diferentes regiones de los lóbulos occipitales, demuestran que la pérdida de la visión objetiva depende de la ausencia del proceso de análisis y síntesis de los estímulos visuales, más bien que de las perturbaciones de las reacciones accesorias visuales, convergencia y acomodación. Además, los animales a los que se

les extirparon los lóbulos occipitales no podían percibir los objetos, ni grandes ni pequeños, ni distintos ni cercanos, así estuviesen iluminados por una luz fuerte como débil.

Si bien el núcleo del analizador visual, el órgano del alto análisis y síntesis de los estímulos visuales, está localizado en los lóbulos occipitales de la corteza cerebral, no constituye, sin embargo, el analizador entero. El analizador visual está disperso en un área mucho mayor y probablemente sobre la totalidad de la masa de la corteza cerebral. Incluso en los días antiguos, pero gloriosos, de la fisiología de la corteza (hacia el año 70), se afirmó la tesis por algunos investigadores de que los lóbulos frontales tenían también una relación definida con la visión. Esta conclusión derivaba de las alteraciones que la visión sufre después de la extirpación de los lóbulos frontales, pero esto constituye sólo una prueba negativa que no puede ser aceptada como suficiente, desde el momento en que este hecho puede ser interpretado como un post-efecto indirecto inhibidor de la operación misma. Actualmente, sin embargo, nosotros estamos en condiciones de ofrecer una prueba positiva para la hipótesis de que una parte del analizador capaz de realizar un análisis visual considerable está situado en la parte anterior de la corteza cerebral, limitada por una línea que, empezando algo por detrás del *gyrus sigmoydeus*, va oblicuamente de atrás adelante hacia el *gyrus sylviaticus* y después pasa por la *fisura de silvio*, marginando los hemisferios. Nosotros encontramos en nuestros perros después de la extirpación de la totalidad de la corteza, por detrás de esta línea, que se podían establecer reflejos condicionados estables a los cambios en la intensidad de iluminación, observaciones que están en completo acuerdo con los experimentos de Kalischer. Pero, además de esto, nosotros encontramos que podía establecerse una discriminación a finas graduaciones de intensidad de iluminación. Estas observaciones dan una interpretación simple y puramente científica de lo que fué llamado por H. Munk *ceguera psíquica*.

El analizador visual que está lesionado considerablemente después de la extirpación de los lóbulos occipitales, puede ahora establecer conexiones condicionadas sólo con funciones simples limitadas, principalmente reacciones de fluctuación en luminosidad. Debido a esto, el animal operado colocado en una sala iluminada podía eludir los objetos sombreados y pasar a través de una puerta

guiado por las diferencias de luminosidad. En vista de estos hechos, nosotros podemos transformar la frase de que «el perro ve, pero no entiende»; por la frase más exacta, «el perro entiende, pero no ve suficientemente bien». De todas maneras, esta fórmula resulta redundante, teniendo en cuenta que la perturbación total primaria consiste en la limitación en la actividad analizadora. El valor científico de este punto de vista objetivo ha sido confirmado por entero por una investigación ulterior. En uno de nuestros perros, que sólo conservaba de su corteza la parte situada por delante de la línea mencionada, fué posible establecer reflejos condicionados, que significaban una función más alta del analizador visual que los que representa la discriminación de diferencias en luminosidad. Este es el perro que sobrevivió a la operación por unos tres años y que fué descrito al final de la lección precedente como habiendo perdido permanentemente el poder analítico a los estímulos complejos auditivos.

Describiré con detalle los experimentos sobre este animal utilizando el estímulo visual (experimentos del Dr. Koudrin). La operación sobre los hemisferios fué realizada en dos etapas, con un intervalo de un mes entre ellas. La operación final tuvo lugar el 5 de Mayo de 1909. Se estableció un reflejo alimenticio condicionado antes de la operación a la luz de una lámpara eléctrica de 100 bujías colocada en una habitación oscura, encontrándose que este reflejo se restableció a los cinco días después de la operación, y que al día 11 alcanzaba una intensidad mayor que en el período preoperatorio. Los experimentos con el reflejo visual fueron entonces abandonados, y el trabajo se continuó con el estímulo auditivo como se describió en las lecciones precedentes. El 7 de Septiembre del mismo año establecimos un reflejo condicionado al movimiento de una figura iluminada de una cruz proyectada sobre una pantalla, colocada en una habitación semioscura. El reflejo se desarrolló muy prontamente, y en el plazo de una semana se hizo extraordinariamente considerable. El 28 de Septiembre, el reflejo existía todavía, aun cuando algo disminuído en intensidad. Ahora se intentó el desarrollo de la diferenciación de la cruz de un círculo de igual área e igual luminosidad. Desde la séptima aplicación del círculo existían ya indicaciones definidas del desenvolvimiento de la diferenciación. Los experimentos fueron, sin embargo, interrumpidos y no volvieron a comenzar hasta después de un período de unos seis

meses. Después de este intervalo se vió que existía todavía el reflejo a la cruz. Su diferenciación del círculo se desarrolló muy prontamente y en seguida se hizo constante. El siguiente ejemplo demuestra una diferenciación definida, aun cuando todavía no absoluta.

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Secreción de saliva en gotas a los 30 segundos.	Observaciones.
11 h 40'. . .	Cruz.	8	Reforzado.
50'. . .	Círculo a los 60".	6	No reforzado.
12 » 00'. . .	Cruz.	6	Reforzado.
	EXPERIMENTO DEL 6 DE ABRIL DE 1910.		
11 h 35'. . .	Cruz.	6	Reforzado.
45'. . .	Círculo a los 60".	1	No reforzado.
50'. . .	Cruz.	5	Reforzado.

La autopsia de este perro, realizada tres años después de la operación, confirmó la pérdida completa de la parte posterior de la corteza cerebral.

No hay duda de que en este perro, la parte del analizador visual que quedó en la parte anterior de la corteza cerebral, fué capaz, no sólo de establecer reflejos condicionados a los cambios de intensidad de la iluminación, sino también a las diferentes formas de los objetos iluminados u oscurecidos. Al mismo tiempo, este perro, como todos los demás a los que se les han extirpado los lóbulos occipitales, no fueron susceptibles de adquirir reflejos condicionados a la vista de objetos separados y concretos. El desarrollo de reflejos condicionados a formas diferentes, fueron ya obtenidos a los cuatro meses después de la operación, y probablemente se podrían haber obtenido antes. Por otra parte, la visión objetiva del animal fué completamente ausente durante todo el tiempo que siguió a la operación, esto es, tres años; y es razonable suponer, que este estado del analizador visual era definitivo, cualquiera que hubiese sido la vida del animal. A este respecto es de interés inquirir cómo es que el perro pudo discriminar las formas durante el experimento, y no pudo discriminar los objetos por su sombra cuando estaba en libertad. Esto es debido a que existe una gran diferencia entre las condiciones que rodean al animal durante el experimento, y las que en-

vuelven al animal cuando está en libertad, pues los objetos pueden cambiar continuamente de lugar, y al animal le ocurre otro tanto, variando, por tanto, las relaciones del animal y de los objetos, en cada momento de su actividad al estado libre. Durante el experimento en la mesa de operaciones, todo es sencillo y poco complicado alrededor del animal. Probablemente se necesitaría, por parte del animal, una práctica constante y duradera, para que lo que restaba de la función diferenciadora de la forma, adquiriese una significación práctica para el animal.

Sobre la base de nuestras observaciones, los resultados de la lesión de los analizadores acústico y visual, puede ser considerada como comparable. Una limitación del campo visual, significa una lesión pequeña del analizador visual; en el analizador auditivo, la desaparición de los complejos auditivos de tonos elementales, tienen una significación idéntica. Una desaparición de la discriminación de objetos, esto es, desaparición de los complejos, de formas, sombras, colores (en aquellos perros excepcionales en los que la visión de colores puede ser conjeturada) en otras palabras, una desaparición de la alta síntesis y análisis de los estímulos visuales, significa una lesión más extensa del analizador visual. Una perturbación, comparable en el caso del analizador acústico, puede ser reconocida en una desaparición de la discriminación de estímulos complejos, esto es, una pérdida de la alta síntesis y análisis de los estímulos auditivos. En el caso de la perturbación máxima de cada uno de los dos analizadores, dejando aparte su total destrucción, la sola función que sobrevive es la discriminación de intensidad de los estímulos auditivos o visuales. Entre estos extremos, existen algunos estados intermedios en los que, junto a diferencia de intensidad, se pueden discriminar también diferencias en la configuración de las áreas luminosas, y diferentes tipos de sonidos en el caso del analizador auditivo.

Otra cuestión que nos propusimos estudiar fué, si la distribución del analizador táctil sobre la corteza era análoga a la distribución de los analizadores visual y acústico; en otras palabras: si junto a un núcleo especial de alta actividad de este analizador, existe una amplia diseminación de células corticales que reciban los estímulos táctiles con actividades más limitadas. Si bien no estamos todavía en condiciones de dar una respuesta final a estas cuestiones, nosotros, sin embargo, estamos dispuestos, teniendo en cuenta el

resultado de nuestros experimentos, a considerar tal distribución como la más probable. Nosotros reproduciremos algo de nuestro material antiguo y moderno, relativo a esta cuestión; este material concierne, tanto a la distribución del analizador como también a algunos otros puntos de interés.

Hace muchos años, fué observado que la extirpación de la parte anterior de los hemisferios, conduce a la desaparición de los reflejos táctiles condicionados, mientras que los reflejos pertenecientes a otros analizadores persistían (experimentos del Dr. Thomirov). En posteriores experimentos (Dr. Krasnogorsky) se estableció definitivamente también, que el área motora está más o menos claramente separada del núcleo especial del analizador táctil, y que partes definidas de esta región especial representan proyecciones de partes diferentes de la piel. Uno de los perros tuvo, junto a reflejos diferentes, pertenecientes a otros analizadores, un reflejo condicionado táctil al ácido, que ha sido experimentalmente generalizado a la totalidad de la superficie de la piel. El *gyrus coronarius* y *ectosilvius* anterior, fué extirpado del lado izquierdo. Al cuarto día después de la operación, estaban presentes los reflejos pertenecientes a otros analizadores. El reflejo táctil condicionado generalizado, se restableció al octavo día, pero sólo al estímulo del lado izquierdo del animal, y pronto alcanzó su magnitud normal. Al décimo día retornó el reflejo táctil del lado derecho del animal, pero sólo al estímulo de la parte media de la piel del cuerpo. Estos reflejos eran ausentes enteramente a la excitación del miembro anterior y posterior, del hombro y de la pelvis. La línea de demarcación entre aquellas áreas de restablecimiento, y las áreas de pérdida de los reflejos, era muy marcada. La pérdida de estos reflejos persistió hasta el noveno día después de la operación; posteriormente se restablecieron de un modo gradual los del hombro, pelvis y pata correspondiente. Estos experimentos presentan un detalle interesante junto a la comprobación de la localización dada por H. Munk.

Durante el período en que los estímulos condicionados de los lugares arriba mencionados de la piel han perdido su efecto positivo, ellos presentan un efecto inhibidor definido, como ya se ha dicho en la lección que trata del sueño.

La aparente estimulación inefectiva de estas áreas diferentes de la piel, cuando se combina o precede al estímulo de otras áreas cutáneas que continúan dando un efecto positivo, o que preceden a

estímulos condicionados pertenecientes a otros analizadores, disminuyen invariablemente, o incluso destruyen tales reflejos. Además, un estímulo repetido o incluso más marcadamente prolongado de estos lugares, aparentemente inefectivos de la piel, dieron por resultado en cada experimento una tendencia al sueño, o incluso el sueño mismo, aun en perros, en los que, antes de la operación, no mostraron jamás dicha tendencia. El sueño se desarrolló en estos casos exclusivamente en conexión con el estímulo táctil de estas áreas, y, aparte de su aplicación, el perro estuvo despierto completamente durante el experimento.

Estos experimentos han sido repetidos recientemente, y con los mismos resultados (Dr. Rocenkouv). En un perro, en el que fueron destruídas parcialmente las mismas circunvoluciones, se observaron todos los reflejos pertenecientes a otros analizadores; pero sólo en cuanto las áreas de piel, perturbadas por la operacion, no fueron estimuladas. Después de la estimulación de estas áreas, el animal cayó, invariablemente en sueño, y todos los reflejos condicionados desaparecieron durante el experimento.

Fué un problema de considerable interés, determinar si sería posible por algunos medios descubrir algo en la naturaleza de la reacción positiva a estos estímulos táctiles. Nosotros lo logramos por medio de la siguiente modificación de los experimentos. El estímulo aislado de los lugares refractarios de la piel, fué abreviado en su duración corriente de treinta a cinco segundos; el estímulo abreviado, fué utilizado ahora varias veces en cada experimento, y al fin del experimento, con el fin de comprobar el reflejo; el refuerzo fué retardado por treinta segundos. Bajo tales condiciones fué posible observar, tanto el efecto positivo como el negativo del estímulo. El efecto positivo apareció prontamente, pero fué muy pequeño, y lo que es importante desapareció, mientras que el estímulo condicionado era todavía activo; el efecto de todos los demás estímulos condicionados aumentó, como es corriente, hacia el fin de su acción aislada, como cuando el momento del refuerzo se aproximaba. El siguiente es un experimento tomado del Dr. Rosenkof.

Como estímulos condicionados positivos, se utilizaron el sonido de un metrónomo, el de un silbato, el de la luz de una lámpara eléctrica, y el estímulo cutáneo táctil. Después de la operación cerebral, el reflejo condicionado al estímulo del miembro anterior desapareció. La secreción de saliva fué medida, como de ordinario, en

un tubo graduado, en el que cinco divisiones correspondían a una gota. La secreción, antes de la operación en este perro, fué generalmente pequeña. No se observaron ataques de convulsiones después de la operación. El estímulo táctil fué siempre aplicado en el miembro anterior.

TIEMPO	Excitador condicionado.	Duración de la excitación en segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 10 segundos.
9 h 12' . .	Golpes de metrónomo	30	4-6-6
19' . .	Excitación mecánica de la piel.	5	—
27' . .	Lámparas eléctricas.	30	0-1-5
36' . .	Excitación mecánica de la piel.	5	—
46' . .	Silbato.	30	2-4-5
53' . .	Excitación mecánica de la piel.	5	—
10 » 02' . .	Golpes de metrónomo	30	0-3-5
11' . .	Excitación mecánica de la piel.	30	5-2-0

Un efecto positivo similar al estímulo de los lugares usualmente inefectivos de la piel pudo obtenerse también por algunos otros medios, tales como con ayuda de la inducción positiva, por medio de la desinhibición y por el uso de la cafeína. Este animal presenta, en lo que se relaciona a las áreas cutáneas afectadas, un ejemplo claro de una máxima *debilidad irritable*.

En todos nuestros experimentos, incluyendo los que son realizados actualmente por el Dr. Fedorof, las áreas refractarias de la piel recuperan, por lo general, pronto o tarde, después de la operación cerebral, su efecto positivo normal, como anteriormente ha sido observado por otros investigadores. Naturalmente se presenta en este momento la cuestión del mecanismo de tal recuperación. La primera explicación que se puede pensar es la existencia posible de tractus nerviosos directos que hayan reemplazado a los cruzados. Con el fin de testificar esta posibilidad, nosotros extirpamos completamente en algunos perros la corteza cerebral de un lado, y hemos estudiado los reflejos táctiles condicionados de la piel del lado opuesto del cuerpo durante todo el tiempo que el animal sobrevivió. (Algunos vivieron más de un año después de la operación, sin ataques de convulsiones.) Hasta el presente, tales experimentos han sido completados en cuatro perros. En muchos casos se utilizaron reflejos alimenticios condicionados, utilizándose

alguna vez un reflejo de defensa al ácido o al estímulo de una corriente eléctrica, aplicándose el estímulo eléctrico sobre la piel del lado del cuerpo que no fué afectado por la lesión cortical (experimentos de los doctores Foursikof y Bicof).

El resultado de todos los experimentos fué absolutamente negativo, a pesar de varias modificaciones y a pesar del aumento de la excitabilidad cortical por la acción de la estrignina y de la cafeína, no restableciéndose nunca los reflejos cutáneos (experimentos del Dr. Foursikof). También se realizaron experimentos con el fin de determinar si el estímulo táctil del lado lesionado del cuerpo ejercería alguna influencia inhibidora sobre otros reflejos condicionados (experimentos del Dr. Bikof). En los casos de extirpación completa unilateral de la corteza cerebral la influencia inhibidora del estímulo táctil del lado afectado sobre los varios reflejos condicionados positivos (incluyendo los reflejos táctiles del lado normal del animal) no pudo observarse, ni como post-efecto ni durante la administración actual del estímulo. De un modo semejante estos estímulos táctiles no indujeron al sueño ni a la somnolencia. Estas observaciones son de lo más importante, teniendo en cuenta que los mismos lugares adquirieron intensas propiedades inhibidoras en aquellos casos en que hubo destrucción parcial del analizador cutáneo. No hubo, por consiguiente, ningún efecto positivo del estímulo por ninguno de los métodos que fueron de éxito en el caso de la extirpación parcial. En el caso de la extirpación completa unilateral de la corteza, el estímulo táctil del lado opuesto, pierde enteramente sus propiedades condicionadas, ya positivas, ya negativas. En otras palabras: según nuestros experimentos, no hay conexión homolateral de la piel con la corteza. Un efecto vicariante, en el caso de destrucción parcial del analizador cutáneo, puede tener lugar con ayuda de partes distantes del analizador en el hemisferio del mismo lado, opinión que ya fué indicada por otros autores.

Con el fin de estudiar más detenidamente esta cuestión del efecto vicariante, nos propusimos extirpar la mayor parte de las circunvoluciones frontales de un hemisferio con el fin de disminuir el área, a la que el efecto compensador puede ser derivado. En perros operados de esta manera, los reflejos condicionados al estímulo cutáneo táctil, si bien desaparecieron por un largo tiempo, no obstante se restablecieron de nuevo. Se pensó que las porciones adyacentes al campo operado tomaron parte en la función de las porciones

extirpadas. Sin embargo, la destrucción adicional de estas partes adyacentes (experimentos del Dr. Eurman) no tuvieron prácticamente efecto sobre el restablecimiento de las funciones del analizador. Por consiguiente, la función vicariante debe ser atribuída a elementos corticales mucho más ampliamente distribuídos. Era de la mayor importancia comprobar si por el método que nosotros habíamos utilizado, para el estímulo táctil de la piel, no fuese éste acompañado por un componente auditivo, así que los reflejos que nosotros observamos pudiesen ser explicados por este último. Se construyó un aparato, que, por lo menos para nuestro oído, resultaba completamente sin sonido; con el fin de hacer el control doblemente seguro, nosotros colocamos entre el aparato y la piel un medio que prevenía el efecto mecánico del aparato sobre la piel, sin abolir, sin embargo, algún posible componente auditivo imperceptible para nosotros. Entonces, bajo la acción del instrumento, no se presentaban los reflejos.

Estamos inclinados a pensar que, como en el caso de los analizadores acústico y visual, las partes del analizador cutáneo permanecen después de la primera observación con sólo una función limitada, en comparación con la función de los elementos corticales situados en el núcleo extirpado del analizador. Nosotros esperamos comprobar esta teoría por experimentos con estímulos condicionados complejos táctiles, y utilizando una diferenciación de la dirección del frote de la piel, y comprobando esta diferenciación sobre aquellos lugares que habían recuperado sus reflejos condicionados perdidos temporalmente después de la extirpación de los lóbulos frontales. Estos experimentos están en curso actualmente. Todos los experimentos que se refieren al restablecimiento de los reflejos táctiles después de la extirpación, son, sin embargo, actualmente repetidos en vista de su importancia intrínseca y en vista de la divergencia de los resultados de algunos de nuestros antiguos experimentos y de otras observaciones más recientes.

Además de estudiar de la manera descrita las relaciones del analizador táctil con un solo hemisferio, nosotros hemos investigado también las interrelaciones de los analizadores de los dos lados. Ha sido ya mencionada una observación en la que el reflejo condicionado táctil, que se desarrolló para diferentes lugares en un lado del cuerpo, se reproduce espontáneamente con sorprendente seguridad sobre los lados simétricos del otro lado del cuerpo. Este fe-

nómeno ha sido examinado muy cuidadosamente por el Dr. Anrep, y fué demostrado para los reflejos positivos y negativos al estímulo táctil. Se esperaba, naturalmente, que el desarrollo de una diferenciación de lados simétricos de la piel en los lados opuestos del cuerpo pudiera ser un asunto de gran dificultad (experimentos de los doctores Bikof y Grigorovich).

¿Cuál es el mecanismo de este curioso fenómeno? Era natural considerar, primeramente, las conexiones comisurales; en efecto, la sección del cuerpo calloso abolió completamente el fenómeno. Después de la sección del cuerpo calloso, los reflejos condicionados al estímulo táctil de cada lado se hicieron completamente independientes (Dr. Bikof). Los reflejos táctiles positivos y negativos desarrollados en un lado no se reproducían espontáneamente en el otro lado, y con el fin de desarrollar los reflejos condicionados sobre el otro lado, los estímulos táctiles se reforzaron independientemente. Los estímulos táctiles condicionados fueron establecidos por la utilización de la comida, por el uso del reflejo de defensa absoluto al ácido o al estímulo eléctrico de la piel, que provocaba también un reflejo de defensa. La corriente eléctrica en estos experimentos fué de tal intensidad, que producía solamente una contracción de la pata y un reflejo investigador, pero no una violenta reacción de defensa. Los experimentos se variaron de muy diferente manera, pero el resultado fué siempre el mismo. Los reflejos se confinaron al lado en que se desarrollaban, pero nunca al lado opuesto. No hubo ninguna dificultad en establecer reflejos antagónicos para lugares simétricos en los lados opuestos del cuerpo, pero en cada lado necesitaron una elaboración especial.

He aquí un ejemplo:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas durante 30 segudos.
4 h 25'	Pierna en mitad derecha.	4
37'	Brazuelo en mitad derecha	0
46'	Brazuelo en mitad izquierda	4 1/2
58'	Pierna en mitad izquierda	0
5 > 12'	Pierna en mitad derecha.	5

Después de la sección del cuerpo calloso, se le dieron propiedades excitadoras a un estímulo táctil de la pierna derecha, y en la

pierna izquierda se le dió a ese mismo estímulo propiedades inhibidoras. A un estímulo táctil de la paletilla derecha se le dieron propiedades inhibidoras, y en la paletilla izquierda propiedades excitadoras. Los cuatros reflejos se desarrollaron independientemente.

En conformidad con los resultados expresados, todos los estímulos extraños de la piel, aplicados a un lado del animal, como, por ejemplo, un estímulo térmico de 50° C. y una débil corriente eléctrica, que provocaba un reflejo investigador, producía una inhibición de los reflejos táctiles sólo en el mismo lado del cuerpo. Estos experimentos se realizaron sobre tres animales.

Al mismo tiempo que los experimentos que fueron propuestos primitivamente para la investigación del analizador táctil, deberemos hacer mención de los experimentos de extirpación completa de los lóbulos frontales (experimento del Dr. Babkin). Los lóbulos frontales fueron extirpados a ambos lados, a través del *surco precuciatus* y el *surco presilviano* hasta la base del cerebro, destruyendo al mismo tiempo los lóbulos olfatorios. Algunas veces el cuchillo, durante la operación, y otras veces el proceso patológico subsiguiente, destruía alguna parte del cerebro situada detrás de la línea de sección, como pudo demostrarse por la autopsia. Los experimentos se realizaron sobre cuatro perros. En todos los casos los reflejos antiguos condicionados visuales y auditivos retornaron, y otros nuevos pudieron ser establecidos muy tempranamente después de la operación. Se observaron perturbaciones considerables en el analizador táctil y en los movimientos del animal. Los perros vivían de uno a seis meses después de la operación, y solían morir a consecuencia de graves ataques de convulsiones.

Durante este tiempo no se pudieron restablecer los reflejos táctiles positivos en los diferentes lugares del cuerpo, pero algunas veces se pudieron establecer ciertos reflejos en algunos sitios de las extremidades. Sin embargo, reflejos negativos, en los que el estímulo táctil fué utilizado como inhibidor condicionado, pudieron producirse en sitios diferentes de la piel. Los animales sufrieron una hiperestesia cutánea, persistente de tal modo, que no podían resistir las ligaduras por las que se fijaban a la mesa de operaciones, permaneciendo por el contrario, tranquilos cuando se les soltaban las ligaduras. También se observaron perturbaciones en la locomoción y en la actitud del cuerpo. El animal tomaba a veces una postura rara, como la cabeza caída o el lomo arqueado, presentando tam-

bién paresias de las extremidades junto con contracciones. Las perturbaciones motoras fueron más pronunciadas en los movimientos de la boca; pues el perro, con dificultad, podía tomar la comida inmediatamente después de la operación, y especialmente en el caso de la comida sólida había que alimentar al perro con la mano. La conducta general del animal, fuera de las particularidades enumeradas, no ofrecía nada de particular.

En lo que se refiere al analizador cutáneo-térmico, sólo se realizó un pequeño número de experimentos. Parece que el analizador térmico no coincide exactamente con el táctil en la localización cortical. En el caso de la extirpación del *girus precuciatus* (experimentos del Dr. Shishlo), los reflejos condicionados táctiles de la extremidad posterior se restablecieron pocos días después de la operación, mientras que los reflejos térmicos, a la temperatura de 47° $^1/_2$ C., tardaron en aparecer más de cuatro semanas.

El método de los reflejos condicionados fué aplicado también para comprobar las observaciones hechas por algunos autores, de las relaciones existentes entre el *girus piriformis* y el analizador olfativo. Los experimentos fueron realizados sobre seis perros, con reflejos motores y secretorios, artificiales y naturales (experimentos del Dr. Zavadsky). Se observaron muy cuidadosamente diferentes reflejos absolutos. El primero de estos reflejos, que reapareció después de la extirpación completa bilateral del *girus piriformis* y de la parte adyacente del *hipocampo*, fué el olfatorio. El aleteo de la nariz, como respuesta a los estímulos olfativos, se presentó ya al segundo o tercer día de la operación. Al tercero o cuarto día después de la operación, los perros podrían seleccionar perfectamente aquellos envoltorios que contenían carne o salchicha. Al sexto día reapareció el reflejo condicionado al olor del polvo de carne, mientras que al día quince, un reflejo alimenticio artificial condicionado, al olor del alcanfor, se hizo perfectamente definido. Los reflejos olfatorios artificiales condicionados tuvieron un efecto positivo en el primer experimento, lo cual prueba su restablecimiento espontáneo.

Finalmente, nosotros nos planteamos la cuestión de la naturaleza de la llamada área motora de los hemisferios cerebrales. ¿Es, en toda su complejidad y delicadeza de actividades, un campo receptor y analizador de los estímulos iniciados en el aparato osteomotor del organismo? En otras palabras. ¿Es comparable a las otras regiones de la corteza, que sirven como campos receptores y

analizadores de los estímulos externos que alcanzan al animal?, o ¿es una región fisiológicamente distinta de las otras partes de la corteza cerebral? ¿Es fisiológicamente comparable a las columnas anteriores o posteriores de la médula espinal?

Esta cuestión es casi tan vieja como el descubrimiento del área motora misma; pero hasta el presente sólo existen pocos observadores que consideren el área motora de la corteza como correspondiendo funcionalmente a la columna posterior de la médula espinal. En espera de procurar pruebas más evidentes, nosotros aproximamos el estudio de esta cuestión al de los reflejos condicionados, utilizando algunas actividades motoras definidas como estímulos condicionados, y determinando después experimentalmente la localización de este reflejo en la corteza cerebral. Los experimentos realizados sobre el analizador motor de la corteza son más complicados que los experimentos realizados sobre los demás reflejos condicionados. Sin embargo, yo no dudo en dar algunos de estos experimentos con todo detalle, ilustrando mi descripción con un gran número de ejemplos (experimentos del Dr. Krasnogorski).

Como estímulos condicionados se utilizaron la flexión pasiva de las articulaciones tibiotarsianas y metatarsofalángicas. La flexión fué realizada de la siguiente manera: Para la flexión pasiva de la articulación tibiotarsiana se fijaron la pierna y la cadera de la pata posterior sobre la mesa de experimentos, por medio de un vendaje enyesado. Cuando se utilizó la articulación metatarsofalángica, el tarso y el metatarso se fijaron rígidamente en una caja especial. La flexión de las articulaciones fué realizada, en los experimentos preliminares, por medio de la mano, y más tarde, con auxilio de un mecanismo especial.

Cuando se estableció el reflejo a la flexión de la articulación tibiotarsiana de una de las patas, se pasó a establecer lo mismo en la pata opuesta. El reflejo existía espontáneamente como en el caso de los reflejos táctiles condicionados. Nosotros comenzamos ahora el desarrollo de una diferenciación de la flexión de la articulación metatarsofalángica de la pierna izquierda, flexionando su articulación tibiotarsiana. La diferenciación llegó a establecerse después de 42 refuerzos de la flexión de la articulación metatarsofalángica, y 74 de la articulación tibiotarsiana. Esta diferenciación se reproducía espontáneamente para las articulaciones respectivas del lado derecho también.

Teniendo en cuenta que la flexión de una articulación presupone invariablemente el estímulo mecánico de la piel, que por sí mismo puede ser responsable de los reflejos condicionados y de la diferenciación, se emprendieron una serie de experimentos con el fin de disociar el componente cutáneo del de la flexión. Para este fin se aplicaron toda suerte de estímulos mecánicos de la piel, toques, presiones, tensiones rítmicas de la piel, por un lado de la articulación, plegando la piel del lado opuesto, con el fin de evitar lo que sucede normalmente al flexionar una articulación. La última clase de estímulos produjo un efecto intenso.

La repetición de los estímulos cutáneos, sin ningún refuerzo, llegó a ser enteramente inefectiva, mientras que la flexión misma, que se reforzó siempre, continuó activa. Sin embargo, todas estas precauciones no daban una prueba definida y absoluta de que la flexión por sí misma actuase en estos experimentos como el único estímulo condicionado.

Es muy posible que todas nuestras varias estimulaciones mecánicas de la piel no reprodujeran enteramente los estímulos que acompañan a la flexión. Era esencial encontrar una prueba más concluyente de que la flexión por sí misma era un estímulo condicionado. Nosotros esperamos hallar tal prueba, excluyendo completamente el componente cutáneo, extirpando aquellas partes corticales del analizador táctil que, como se sabe, están en relación con los estímulos procedentes de la piel; principalmente se trata aquí del *girus coronarius* y del *estosilvius*.

Previamente a la operación, se establecieron reflejos condicionados alimenticios adicionales al estímulo táctil del miembro posterior, en cinco lugares distintos, a un tono de 500 vibraciones. La operación fué realizada al lado izquierdo de la corteza cerebral. El reflejo al tono fué el primer reflejo condicionado que reapareció, y esto ocurrió al séptimo día.

El primer ensayo de la flexión del lado lesionado (derecho) hacia el octavo día de la operación, dió un resultado negativo. El segundo ensayo, realizado el mismo día, dió una secreción de 2 gotas durante treinta segundos.

El ensayo al décimo día, una secreción de 3 gotas, y en este mismo día, un estímulo simultáneo del quinto lugar táctil de la misma extremidad, permaneció enteramente sin efecto.

Al duodécimo día, el reflejo a la flexión dió 5 gotas, mien-

tras que el estímulo del lugar quinto, y la flexión y extensión de la piel, permaneció también sin efecto.

Al día décimotercero, la flexión y extensión de la piel sobre la articulación dió lugar a una influencia inhibidora sobre el efecto del tono aplicado simultáneamente.

Cuando al día décimoquinto o décimosexto, la extremidad posterior del lado izquierdo (no lesionado) se libró del efecto inhibidor de la operación, y el estímulo táctil de esta extremidad dió ya un considerable efecto secretor, el mismo estímulo táctil aplicado simultáneamente por flexión y extensión de la piel sobre la articulación del lado derecho, era inefectiva. Así, pues, la flexión y extensión de la piel, sobre el lado derecho, llega a ser ahora como un post-efecto inhibidor de la operación, en lugar de un efecto excitador. Sin embargo, la flexión de la articulacion continuaba invariablemente, produciendo una secrecion salival. El resultado de algunos experimentos individuales están demostrados en el cuadro de la página 369.

Los experimentos que se detallan posteriormente justifican el establecimiento de las dos conclusiones siguientes: 1.ª, que una flexión pasiva de la articulación, por sí misma, esto es, independientemente del componente cutáneo, puede servir como estímulo condicionado. 2.ª, que el estímulo que nace de tal movimiento y el estímulo cutáneo asociado, tienen áreas diferentes de representación en la corteza cerebral. Pero queda aún el problema de determinar la localización del área cortical de las sensaciones propiosectoras musculares. El problema fué resuelto por el experimento siguiente, realizado sobre un perro, en el que el *girus sigmoideus* derecho fué completamente extirpado dos meses antes, y en el que, a consecuencia de la operación, le habían quedado algunos desórdenes motores en ambas extremidades del lado izquierdo.

Durante la operación, el *girus sigmoideus* izquierdo fué también algo lesionado, pero no tanto que diera lugar a perturbaciones marcadas en las extremidades del lado derecho. Los reflejos condicionados táctiles en este animal, fueron normales sobre toda la superficie de la piel.

Nosotros comenzamos con el establecimiento de un reflejo condicionado a la flexión de la articulación metatarsofalángica del lado derecho. El reflejo se desarrolló muy lentamente.

Nosotros comenzamos ahora la diferenciación de la flexión de

Intervalos de tiempo en minutos a través de los cuales se producía la excitación.	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	A LOS 8 DÍAS DE LA OPERACIÓN.	
—	Tono	2
10	Flexión articular de la falange derecha.	0
4	Idem	2
7	Excitación mecánica de la piel, lado izquierdo.	0
4	Flexión articular de la falange derecha.	2
7	Idem	1
	A LOS 12 DÍAS DE LA OPERACIÓN.	
	Flexión de la articulación de la falange derecha.	2
6	Excitación mecánica de la pata izquierda por cinco instrumentos	0
12	Idem	0
8	Tono	7
7	Flexión de la articulación de la falange derecha	5
6	Tensión y repliegue de la piel en la articulación derecha.	0
	A LOS 15 DIAS DE LA OPERACIÓN.	
	Flexión de la articulación de la falange derecha	5
6	Tensión y repliegue de la piel en la articulación derecha.	0
20	Flexión de la articulación de la falange derecha	1
6	Idem	5
6	Excitación mecánica de la planta del pie izquierdo.	4
6	Idem, íd. de la planta del pie derecho.	0
6	Idem, íd. de las plantas de los pies derecho e izquierdo.	0
6	Idem, íd. de la planta del pie izquierdo.	2
	A LOS 16 DÍAS DE LA OPERACIÓN.	
	Flexión de la articulación de la falange derecha.	4 1/2
7	Excitación mecánica de la planta del pie izquierdo.	5
7	Idem, íd. de la planta del pie izquierdo y tensión y repliegue de la piel en la articulación derecha	0
6	Excitación mecánica de la planta del pie izquierdo.	4

su componente cutáneo, utilizando todas las variaciones ya mencionadas de estímulo mecánico de la piel y de la articulación, y no reforzando nunca el estímulo cutáneo. En un mes, la diferenciación fué bien establecida (aun cuando no siempre absoluta), demostrando que el lado derecho era normal. He aquí un experimento que ilustra lo que acabamos de decir.

Intervalos de tiempo en minutos a través de los cuales se produce la excitación.	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 30 segundos.
	Flexión de la articulación derecha . . .	6
6	Tensión del repliegue de la piel en la articulación derecha	3
2	Idem.	1
6	Flexión de la articulación derecha . . .	5
8	Tensión y repliegue de la piel en la articulación derecha	0
5	Flexión de la articulación derecha . . .	6

Nosotros procedimos ahora a investigar los reflejos del lado izquierdo del cuerpo. Extendiendo y arrugando la piel sobre la pata izquierda, este estímulo fué completamente inofensivo en relación con la espontaneidad simétrica de desarrollo de los reflejos de que hemos hablado antes. En contraste con el lado derecho, sin embargo, el reflejo a la flexión fué también ausente. Cuando la flexión del lado izquierdo fué reforzada, el estímulo táctil mecánico correspondiente, cuando se investigó separadamente, había adquirido propiedades secretoras. Al continuar estos experimentos, a despecho de intentos más persistentes de desenvolvimiento de la diferenciación, se vió que era imposible desarrollar un reflejo condicionado a la flexión separadamente de su componente cutáneo táctil. Tan pronto como el efecto del estímulo mecánico de la piel fué extinguido, el reflejo a la flexión desapareció invariablemente también. Al reforzar la flexión, el reflejo cutáneo se restableció invariablemente. El resultado de estos experimentos pudo ser interpretado de la manera siguiente: La flexión pura del lado izquierdo fué por sí misma inefectiva; pero el refuerzo de la flexión de la articulación produjo un efecto positivo, siempre que el agente táctil acompañe inevitablemente a la flexión. En contraste con esto, la diferenciación entre la

flexión y el estímulo táctil de la pata derecha fué constante y definido.

Intervalos de tiempo en minutos a través de los cuales se produce la excitación.	Excitador condicionado en el curso de 30 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 20 segundos.
	Flexión en el lado derecho.	8
7	Excitación de la piel en el lado derecho	2
1 1/2	Idem.	1
1 1/2	Flexión en el lado derecho.	8
1 1/2	Excitación de la piel en el lado izquierdo.	7
1 1/2	Idem.	6
1 1/2	Idem.	4
1 1/2	Idem.	3
1 1/2	Idem.	1 1/2
1 1/2	Flexión en el lado izquierdo	1/2
6	Excitación de la piel en el lado izquierdo.	4
1 1/2	Idem.	1
1 1/2	Idem.	1
1 1/2	Flexión en el lado izquierdo	0

Los experimentos demuestran que el *girus sigmoideus* es el área de la representación cortical de los estímulos iniciados en el aparato esqueletomotor durante la flexión pasiva.

Desgraciadamente, nosotros no hemos perseguido este estudio, y no hemos empleado más variaciones de los experimentos que las que hemos descrito. Antes de poder sentar una conclusión definitiva, los experimentos deben ser repetidos de un modo mucho más cuidadoso. Pero si nosotros nos fundamos en el resultado de los experimentos actuales, debemos concluir que el área motora de la corteza debe ser considerada como un analizador de impulsos de los músculos y articulaciones (propioceptivas) exactamente como otras áreas analizadoras de impulsos de estímulo que actúan desde fuera del organismo (exteroceptivas). Desde este punto de vista, la corteza cerebral por entero representa un sistema complejo de analizadores de todos los estímulos, ya internos o ya externos, que actúan sobre el organismo. Desde luego si se acepta esta hipótesis en relación con la actividad motora, hay una razón para extender su actividad a todos los demás tejidos del organismo. El papel importante jugado por la autosugestión con todos sus aspectos extra-

ordinarios, como, por ejemplo, el embarazo imaginario y toda suerte de enfermedades imaginarias, puede ser comprendido desde el punto de vista fisiológico, sólo si se admite la existencia de analizadores corticales correspondientes, aun cuando ellos deban ser sólo muy pocos diferenciados y muy pocos definidos.

LECCIÓN 21

Perturbaciones patológicas de la corteza cerebral, resultantes de intervenciones quirúrgicas.

(Continuación)

Intentos para relacionar la conducta general post-operatoria del animal con las perturbaciones en la actividad de los analizadores individuales.

PUEDE considerarse como firmemente establecido que la extirpación de la corteza cerebral en su totalidad convierte al animal en una máquina refleja comparativamente simple. El animal conserva un número relativamente limitado de reflejos absolutos, pero queda privado de la más compleja y delicada coordinación de sus actividades con el mundo externo, puesto que esta coordinación está fundamentada sobre los innumerables reflejos condicionados establecidos por intermedio de la corteza cerebral. Poseemos también algún conocimiento de la significación de las diferentes áreas de la corteza, los analizadores corticales, cuya unidad de función determina el equilibrio del organismo con el medio que le rodea, o, en otras palabras, determina la conducta del animal. La observación cuidadosa del estado del animal nos puede enseñar bastante acerca de la actividad fisiológica de la corteza, tanto en los casos en que la operación ha sido feliz y sin consecuencias post-operatorias, como en aquellos otros seguidos de alteraciones particulares, debidas a la cicatriz y a otras consecuencias post-operatorias. La presente lección estará dedicada a los cambios en la conducta general del animal, y, al mismo tiempo, intentaremos relacionar estos cambios con las diferentes lesiones estructurales de la corteza. Nosotros comenzaremos nuestra lección con los casos más simples para seguir con los más complicados.

A un perro se le extirpó la parte superior de los hemisferios por encima del nivel de la cisura de Silvio (experimentos del Dr. Orbeli). La extirpación se hizo por medio de una incisión simple de cada lado, y se llevó a cabo en dos etapas, separadas por un largo intervalo de tiempo. Dos semanas después de la operación sobre el segundo hemisferio, el estado del animal se hizo constante, permaneciendo así hasta el fin del experimento (cuatro meses). Como antes, el animal era extremadamente vivo y respondía prontamente a las llamadas volviendo la cabeza en la dirección de la llamada. A primera vista su estado no se diferenciaba del de un animal normal. Una observación atenta podía descubrir una cierta ataxia de las extremidades, y al andar ligero, tropezaba con frecuencia. Además, el perro hacía movimientos peculiares con la cabeza; y cuando, en el curso de sus movimientos, tropezaba con algún obstáculo, entonces aparecía una sorprendente anormalidad en la conducta del animal. El perro se mostraba indeciso y no se sabía librar del obstáculo hasta que una casualidad le alejaba de él, y entonces seguía libremente su camino.

Cuando se le colocaba con la parte anterior de su cuerpo sobre una silla y se le llamaba, entonces, al acudir a nuestro llamamiento, hacía movimientos desordenados, caía de costado, o colocando el vientre sobre la silla, quería avanzar, y como no le era posible seguir adelante, permanecía con los pies en el aire sin acertar a cambiar la postura por otra más apropiada. Lo que antecede es un breve esquema de la conducta general anormal del perro.

Viniendo ahora al estudio de sus reflejos condicionados, se encontró que los ya existentes, antes de la segunda operación, se restablecieron prontamente, a excepción de los reflejos táctiles y térmicos, y también se pudieron establecer nuevos reflejos condicionados olfativos y visuales. Subsistían muchos reflejos absolutos, tales como los reflejos al sacudimiento del animal a las flexiones o extensiones bruscas de las extremidades y el reflejo de torsión de la cabeza hacia el lugar de estímulo mecánico de la piel. Yo intentaré relacionar estas perturbaciones del animal con la alteración funcional de los diferentes analizadores. La actividad de los analizadores olfatorio y acústico quedó intacta, y la del visual sólo fué perturbada ligeramente. Recordando los movimientos peculiares de la cabeza en la locomoción, y teniendo en cuenta que el animal era capaz de dirigir sus movimientos por la vista, resulta evidente que

una pequeña porción de la parte inferior del núcleo especial del analizador visual permaneció intacto, permitiendo, en cierta posición de la cabeza, una gran actividad analítica y sintética del estímulo visual.

En contraste se extirpó radicalmente el analizador motor; la actividad motora general, que es efectuada por las partes subcorticales se conserva, mientras que la actividad precisa y delicada de los músculos esqueléticos, en cuanto es determinada por los reflejos condicionados, ha desaparecido.

En lo que se refiere al analizador cutáneo, la extensión de la perturbación no era por completo clara. Es evidente que la pérdida de habilidad en el perro para dirigir sus movimientos cuando marchaba hacia un obstáculo, puede ser enteramente explicada por la pérdida de las señales condicionadas que surgen desde la piel. Sin embargo, tal pérdida de los reflejos condicionados táctiles, en el caso de esta operación, no entran en línea con los resultados de algunos otros experimentos sobre la localización del analizador cutáneo. El problema necesita una más amplia investigación. Exceptuando la inhabilidad para pasar entre los obstáculos que se le presentan durante la marcha, la conducta del animal en libertad no mostró ninguna anormalidad. Perros operados de esta manera, son susceptibles de un análisis más detallado y preciso del que nosotros pudimos hacer en los primeros períodos de nuestras investigaciones.

En otros perros, algunos de los cuales han sido ya mencionados, la parte posterior de la corteza de ambos hemisferios fué extirpada. Nosotros consideraremos ahora el aspecto más general de la conducta de estos perros. Se recordará que el alto análisis de los estímulos visuales y auditivos estaba ausente, aun cuando se podía hacer la discriminación de los diferentes tipos de sonido y de diferentes intensidades de iluminación. Inmediatamente después de la operación, estos animales caían en un estado de sueño casi continuo; después, durante la totalidad de su vida (un perro vivió más de tres años), ellos pasaban la mayor parte de su tiempo durmiendo, y, por consiguiente, y debido también a una buena alimentación, engordaron de una manera considerable. Los animales localizaban la comida casi de un modo exclusivo, con ayuda de los analizadores olfativo y cutáneo, y, en general, la coordinación de las actividades de estos analizadores era de lo más asombroso.

Cuando el perro se encontraba en medio de trozos de comida esparcidos por el suelo y colgados de cuerdas a diferentes alturas, el mero contacto de cualquier parte de su cuerpo con un pedazo de carne, era lo suficiente para provocar el movimiento correspondiente del cuerpo hacia el punto en que se encontraba aquel pedazo y para su aprehensión con la boca. Y, por último, debe ser especialmente mencionada, la absoluta indiferencia de tales perros para con los demás y para con las personas, incluyendo su propio amo y operador. No es difícil comprender la pasividad general de estos perros (cosa ya observada anteriormente por Goltz) y su gran inclinación al sueño una vez que descendía en ellos, en notable grado, la actividad de los principales analizadores, el óptico y el fonético; como así también la extrema agudización de la actividad de los analizadores que han quedado como el analizador químico del gusto, el analizador cutáneo y el analizador motor. Pero, sobre todo, llama la atención la indiferencia general del animal frente a otros perros y al hombre. Sería interesante determinar si esto era el resultado de la disminución general en el modo de reaccionar, o, lo que parece más probable, un resultado del descenso de los estímulos auditivos y visuales como estímulos predominantes y la desaparición también de los reflejos condicionados.

Ahora, pasemos al caso más complicado y, al mismo tiempo más instructivo, de la extirpación de la parte anterior de los hemisferios. La conducta de los animales operados de esta manera se desvía extraordinariamente de lo normal, y el análisis de su conducta presenta el mayor interés. Yo he operado dos de esos animales y han vivido por más de un año. La operación fué realizada en dos etapas, y los dos lados fueron operados con intervalos de varios meses. Describiré primeramente, con detención, la conducta del primer perro (experimento del Dr. Demeedof), y añadiré algunos detalles referentes al otro perro (experimentos de los doctores Satournof y Kouraef).

Después de la operación, los animales caían en un estado profundo de sueño, y sólo despertaban para los actos de la micción y defecación. La comida se introducía directamente en el estómago a través de una fístula gástrica que se había establecido antes de la segunda etapa de la operación. Sólo al comienzo de la tercera semana, los animales se levantaban y comenzaban a andar por sí solos; pero tan sólo por muy corto tiempo, y pronto caían,

dando cabezadas. Aproximadamente un mes después de la operación, el animal comenzaba a andar; pero se le doblaban las patas y las extremidades se le entrecruzaban. Algún tiempo después, aproximadamente otro mes, la marcha y la carrera se hacían casi normales; pero, al verse obligados a dar una vuelta rápida, invariablemente caían. Al encontrarse con algún obstáculo, el perro hacía movimientos desordenados, ya avanzando, ya retrocediendo o desviándose hacia un lado, y, aunque en algunas ocasiones salvase casualmente los obstáculos, lo corriente era que hubiese que prestarle auxilio. Llamaba, además, la atención la imposibilidad de combinar al mismo tiempo diversos movimientos, cosa que se traducía, en último término, en la pérdida del equilibrio y en la caída del perro. Esto ocurría hasta el fin de la vida del animal. Dos semanas después de la operación, el animal comenzaba a lamer la leche; pero sólo cuando se le colocaba junto a los labios o sobre la lengua. Y de este modo, hasta su muerte, el animal no comía hasta que la comida se ponía en contacto con la mucosa de la boca. El simple contacto de la comida con la piel de los alrededores de la boca, no provocaba el acto de la alimentación. Durante la última parte de su vida, cuando el animal estaba hambriento, se excitaba extraordinariamente y cogía con la boca todo lo que tenía cerca, hasta sus propias patas, al lamer las cuales aullaba. Cuando el animal comenzó a comer, distinguía con facilidad las sustancias alimenticias de las que no lo eran, así como también los alimentos que contenían quinina, ácido o sales. Las reacciones motoras a los estímulos táctiles, aparecían, aproximadamente, dos semanas después de la operación, y después de esto, la sensibilidad cutánea aumentaba progresivamente, así que, después de dos o tres meses, al tocar al animal para ponerlo sobre la mesa de operaciones, y simplemente el roce con él, le hacía entrar en un estado de extrema excitación, ladraba y enseñaba los dientes. Lo mismo ocurría cuando, al realizar movimientos, entraba en contacto con diferentes objetos, o le daba una corriente de aire, o le caían las gotas de lluvia.

Es interesante hacer notar que, si durante tales excitaciones, se le acariciaba, pasándole la mano por el cuello o la cabeza, se tranquilizaba, y en alguna ocasión hasta se quedó profundamente dormido. Rascando en determinados sitios de la piel, se presentaba el reflejo correspondiente, y se observó a menudo que la aplicación

simultánea de un estímulo auditivo originaba una intensificación del reflejo. La reacción motriz al sonido, expresada por el levantamiento y la orientación de las orejas, sólo reapareció al mes y medio de la operación. Las reacciones aumentaron gradualmente y a veces fueron extraordinariamente violentas, de tal forma que, aun a un sonido muy débil, el animal mostraba una gran excitación. Bajo la influencia de una luz fuerte, el animal cerraba los ojos y volvía la cabeza. Los estímulos olfativos no producían ninguna reacción, teniendo en cuenta que el bulbo y tractus olfatorio fué extirpado en ambos lados. Bajo ninguna circunstancia, pudo observarse reflejos sexuales ni reacciones positivas ni negativas, frente a otros animales. Sin motivo alguno aparente, se presentaron, a veces, ataques que se manifestaban por estremecimiento de todo el cuerpo, convulsiones de las mandíbulas, torsión violenta de la cabeza hacia un lado, ataques que terminaban con emisión de orina y heces. El ataque solía durar de uno a ocho minutos. Las convulsiones no se observaron nunca en el tronco ni en las extremidades, y el animal nunca caía al suelo. Después de los ataques, el animal se excitaba extraordinariamente, corría, se revolcaba, ladraba; pero pronto se tranquilizaba, se quedaba quieto, caía en un estado de somnolencia y, por último, se quedaba dormido.

La anterior descripción general parece indicar que el animal ha quedado desprovisto de su alta actividad nerviosa y transformado en una máquina simple e inadecuada. Siendo semejante en muchos puntos a un animal enteramente descorticado, era, en otros puntos, menos perfecto, sobre todo en lo referente a la locomoción. Verdaderamente, los animales, después de la extirpación total de la corteza cerebral, se levantaban más pronto después de la operación, y andaban y conservaban el equilibrio mejor que el perro que acabamos de describir. Juzgando por el estado de la musculatura esquelética, la actividad refleja condicionada aparece completamente perdida. Para poder decidir si éste era, efectivamente, el caso, intenté analizar el estado de este perro, investigando la actividad refleja de las glándulas salivales.

El reflejo absoluto salival desapareció inmediatamente después de la operación. Pronto se restableció, pero con algunas perturbaciones que desaparecieron con rapidez. Los reflejos condicionados positivos salivales no pudieron ser restablecidos, ni los visuales táctiles cutáneos ni auditivos, a despecho de los repetidos intentos.

Con el fin de asegurar el establecimiento de estos reflejos, la ración de comida diaria del perro fué siempre seguida del sonido de glu-glu, y a despecho de 500 repeticiones de esta combinación, no se pudo obtener ningún reflejo salival definido condicionado. Después de estos fracasos, ensayamos la excitación de aquellas superficies receptoras que se habían señalado como más resisten-

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas por minuto.
	Experimento del 29 de Diciembre de 1908.	
5 h 20'	Agua.	16
25'	Idem.	16
30'	Idem.	2
35'	Idem.	4
38'	Disolución (1/4 por 100) de ácido muriático	Abundante.
41'	Agua.	9
46'	Idem.	6
54'	Disolución de ácido muriático.	Abundante.
	Experimento del 23 de Septiembre de 1908.	
4 h 00'	Agua.	8
05'	Idem.	9
10'	Idem.	2
15'	Idem.	2
20'	Idem.	0
	Experimento del 1.° de Enero de 1909.	
12 h 32'	Agua.	5
27'	Idem.	2
32'	Idem.	Huellas.
37'	Idem.	0
42'	Disolución de ácido muriático.	Abundante.
50'	Agua.	5
55'	Idem.	5
1 h 00'	Idem.	2
05'	Idem.	0
10'	Disolución de ácido muriático.	Abundante.
16'	Idem.	Idem.
24'	Agua.	9

tes a las consecuencias de extensas operaciones sobre la corteza y que era la mucosa de la boca al reflejo al agua. Ahora, describiré estos experimentos con todo detalle. Se recordará que el agua, cuando se introduce en la boca, no produce secreción salival, a menos que su acción no sea reforzada previamente por la introducción simultánea de alguna sustancia que actúe como estímulo absoluto, como, por ejemplo, la administración de sustancias ácidas en solución. Después de un amplio número de administraciones del ácido, el agua dió lugar a una secreción definida un mes después de la operación, y experimentos sistemáticos con este reflejo fueron comenzados cincuenta días después de la operación. Después de haber administrado el ácido frecuentemente en el curso de varios días, cuando un día se administraba el agua como primer estímulo, se producía una copiosa secreción (16 gotas, y más, durante un minuto). Esta secreción salival desaparecía después de la introducción repetida del estímulo del agua sólo, sufriendo la extinción lo mismo que cualquier otro estímulo condicionado. Algunos ejemplos están indicados en el cuadro anterior.

El reflejo condicionado al agua se inhibe fácilmente por diferentes extraestímulos, lo mismo que cualquier otro reflejo condicionado (inhibición externa). He aquí otro ejemplo:

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas por minuto.
	Experimento del 25 de Abril de 1909.	
4 h 05'.	Agua.	15
25'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
32'.	Disolución (10 por 100) de azúcar . .	Idem.
56'.	Agua.	1
54'.	Idem.	10
	Experimento del 5 de Enero de 1909.	
11 h 25'.	Agua	12
50'.	Agua más un tono fuerte	5
55'.	Agua	16

Esta forma de inhibición (inhibición externa) no es, sin embargo, peculiar a los reflejos condicionados, pues también se observa

un efecto semejante en los reflejos absolutos. Por lo tanto, resolvimos desarrollar una inhibición condicionada al reflejo del agua; esto es, estableciendo un reflejo inhibidor condicionado (inhibición interna). Era de esperar que agentes perteneciendo a otros analizadores, si bien incapaces de adquirir propiedades condicionadas positivas, pudieran adquirir, sin embargo, las propiedades condicionadas negativas requeridas, puesto que de ello hay ejemplos ya señalados en otras lecciones. Esta esperanza fué completamente justificada y se vió que los estímulos visuales y auditivos servían como inhibidores condicionados. Así, la administración de agua simultáneamente con un tono definido llegaba a ser una combinación inhibidora después de 64 repeticiones. He aquí los ejemplos de estos experimentos:

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas por minuto.
	EXPERIMENTO DEL 2 DE FEBRERO DE 1909.	
10 h 25'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
34'.	Idem.	Idem.
46'.	Agua	9
55'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
11 » 04'.	Idem.	Idem.
16'.	Agua más tono.	2
26'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
35'.	Idem.	Idem.
48'.	Agua	10
	EXPERIMENTO DEL 16 DE FEBRERO DE 1909.	
10 h 25'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
36'.	Idem.	Idem.
47'.	Agua más tono.	0
55'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
11 » 04'.	Idem.	Idem.
16'.	Agua	6
24'.	Disolución de ácido muriático. . . .	Abundante.
34'.	Idem.	Idem.
45'.	Agua más tono	0

Resultados semejantes se obtuvieron utilizando un aumento de iluminación de la estancia como inhibidor condicionado, introducien-

do el ácido en la boca con luz débil. La inhibición condicionada se desarrolla mucho más fácilmente en este caso y el experimento que se pone a continuación representa la 16 administración del agua con el aumento de iluminación:

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas por minuto.
	EXPERIMENTO DEL 13 DE MARZO DE 1909.	
11 h 52'.	Agua	25
55'.	Disolución de ácido muriático . . .	Abundante.
40'.	Agua	26
41'.	Disolución de ácido muriático . . .	Abundante.
48'.	Idem.	Idem.
57'.	Agua, más iluminación	0
12 » 06'.	Disolución de ácido muriático . . .	Abundante.
14'.	Agua, más iluminación	1/2

Finalmente se intentó comprobar el efecto de la desinhibición del reflejo al agua después de la extinción experimental, y esto fué plenamente revelado bajo apropiadas condiciones, como demuestra el siguiente experimento realizado en presencia de un gran público en una reunión de la Sociedad Médica de Petrogrado:

TIEMPO	Excitador.	Segregación de saliva en gotas por minuto.
	EXPERIMENTO DEL 19 DE MARZO DE 1909.	
8 h 09'.	Disolución de ácido muriático . . .	Abundante.
20'.	Agua	12
24'.	Idem.	5
28'.	Idem.	1/2
32'.	Carne cruda	Pequeña.
36'.	Agua	14
49'.	Idem.	1/2

La estimulación por la carne cruda produjo una desinhibición del reflejo al agua extinguido, pero sólo durante la parte más reciente de su post-efecto. Después el efecto de la extinción volvió tempo-

ralmente en relación con las reglas generales de los reflejos condicionados.

Vemos, por consiguiente, que en el primer perro sólo un órgano de importancia fisiológica secundaria y de relaciones rudimentarias con el mundo exterior permaneció funcionalmente intacto, la glándula salival, y esto sólo, pudo atestiguar el funcionamiento continuado de la corteza cerebral en conjunción con el rudimentario analizador de la boca.

Nosotros dirigiremos nuestra atención sobre el segundo perro, que tenía una lesión algo diferente en extensión. Al extirpar la parte anterior de los hemisferios se tuvo buen cuidado de respetar el bulbo y el *tractus olfatorius*, pues se deseaba demostrar la existencia del reflejo condicionado al estímulo olfatorio, tanto como el reflejo al agua. El resultado excedió a nuestras esperanzas. En este perro, junto al reflejo al agua, se restableció también el reflejo condicionado al olor del alcanfor. El reflejo natural condicionado olfativo a la comida también estaba presente. El perro extendía la cabeza y dirigía sus narices hacia el sitio en donde estaba colocada la comida. Esta fué la sola diferencia importante entre los dos perros. En relación a los otros animales y al hombre, el segundo perro era completamente indiferente. Su impotencia entre los obstáculos mecánicos y los defectos de la locomoción eran tan pronunciados como en el primer perro. Hablando en términos generales, este perro era un gran inválido e incapaz de seguir viviendo sin ayuda ajena. No se pudieron obtener reflejos condicionados pertenecientes a otros analizadores.

El examen *post mortem* reveló en ambos perros una atrofia de la parte restante de los hemisferios cerebrales.

Yo opino que la conducta general de estos animales puede ser, más o menos claramente, interpretada en relación con nuestras observaciones sobre su actividad condicionada y el resultado del examen *post mortem*. Todas las partes corticales de los analizadores, con la excepción del analizador de la boca en ambos perros y el analizador químico del olfato en el segundo, no tenían función alguna o sólo una función parcial (reflejos inhibidores). Los perros, por consiguiente, estaban privados de la acción de innumerables estímulos, señales del mundo exterior, estímulos que, de existir, hubiesen determinado su complicada actividad normal. En el primer perro, el único analizador que permaneció intacto fué el de más

limitado contacto con el mundo exterior. En el segundo perro, junto a éste, se conservó también la actividad del analizador del olfato que está especialmente bien desarrollado en los perros. Sin embargo, el analizador del olfato no funcionó ni tan eficiente ni tan constantemente como en los perros normales. Esto pudiera ser debido a alguna lesión del analizador sufrida durante la operación, y también pudiera ser debida a cierta influencia inhibidora procedente de otros analizadores, que habían sido también lesionados, y que por sí mismo, aun cuando incapaces de ninguna actividad positiva, pudieran, no obstante, responder a diferentes estímulos por el desarrollo e irradiación de una inhibición.

El aparato efector más importante del organismo, el sistema esqueletomotor, fué en ambos perros incapaz de realizar sus actividades con la precisión requerida para ajustarse a los cambios del mundo exterior. Bajo condiciones normales, la actividad de este sistema está determinada por una acción asociada de dos analizadores, un analizador externo cutáneo (señalando en detalle los cambios en las relaciones mecánicas externas del animal con el mundo que le rodea) y un analizador interno motor que realiza un análisis detallado y la síntesis detallada de los correspondientes movimientos. En el caso de perturbación extensa de cada uno de ellos resulta claro que las reacciones motoras detalladas, en respuesta a los cambios de los agentes externos, no pueden estar presentes. Existen pruebas, sin embargo, de que en estos dos perros se conservan algunas partes, dispersas irregularmente, de los analizadores cutáneo y motor, y esto es la probable explicación de por qué estímulos de ciertas partes de la piel (la nuca y la cabeza) provocan indudablemente reflejos inhibidores, que neutralizan la excitación general del animal y conducen al sueño, mientras que el estímulo de otras partes provoca sólo reflejos absolutos que, como se sabe, son el resultado de la actividad de los centos motores más bajos (reflejos de defensa).

Las mismas consideraciones pueden explicar también las diferencias entre estos dos perros y los animales enteramente decorticados, pues estos últimos comienzan a andar mucho más pronto después de la operación y, en general, muestran mucho menos desorden en sus movimientos que los dos perros descritos. La presencia de remanentes dispersos del analizador motor en estos dos perros está indicada también por los ataques epilépticos que tienen

lugar en forma de convulsiones de los músculos de la cabeza, cuello y algunas veces del cuerpo, pero nunca de las extremidades. En lo que se refiere a la ausencia de reflejos *sociales* suficientes, me remito a lo ya dicho. Es muy probable que su existencia dependa de reflejos condicionados excesivamente complejos que en estos perros no hubiesen sido presentes, teniendo en cuenta que incluso reflejos condicionados positivos elementales estaban ausentes en la mayoría de los analizadores.

Referiré otro caso cuyo análisis me ocupó considerable tiempo. Este perro demostró una gran desviación de lo normal en sus reacciones generales, no inmediatamente después de la operación, sino debido a la lesión quirúrgica de la corteza misma, bajo la influencia del crecimiento subsiguiente del tejido cicatricial, acompañado de frecuentes ataques de convulsiones, que dos años después de la operación produjeron la muerte del animal. El perro era joven, muy vivaracho y con un sistema nervioso bien equilibrado. Los experimentos fueron comenzados antes de la operación y limitados al desarrollo de los reflejos cutáneos táctil y térmico, que, como hemos dicho antes, tienen una tendencia extraordinaria a producir un estado inhibidor de los elementos corticales y los perros pronto caían en un estado de somnolencia y, por último, de sueño. Este perro, sin embargo, permanecía despierto en la mesa de operaciones durante la totalidad del tiempo del experimento. La operación sobre la corteza fué realizada en dos tiempos: primero, por un lado, y después sobre el otro (9 de Marzo y 28 de Abril de 1910), el *girus postcrucial* fué destruído parcialmente. Ahora se observó que el estímulo del área de la piel correspondiente al campo de la operación producía sueño en el animal. Éste, sin embargo, fué vencido por la introducción de un nuevo estímulo condicionado poderoso (campanilla). Después de un corto período de tiempo, todos los pequeños defectos que se desarrollaron después de la operación desaparecieron casi completamente y el perro se comportaba como un animal normal. El 11 de Mayo de 1910 tuvo el primer ataque de convulsiones. Teniendo en cuenta que el trabajo planeado con este perro se había completado en esta época, se abandonó al animal por un considerable tiempo sin someterlo a observación. Durante el verano siguiente se repitieron los ataques de convulsiones, y durante el otoño y el invierno los criados observaron la extraña conducta del animal que al ser tocado caía en una excitación violenta,

gruñía, ladraba y enseñaba los dientes, cosa que antes no sucedía. Al principio de Enero de 1911, el animal pasó a manos del doctor Satournof. Entonces la conducta del animal adquirió el siguiente aspecto: sacado de la perrera y colocado en el suelo era presa de una fuerte excitación; pronto se tranquilizaba y permanecía en pie en el mismo sitio durante algunos minutos, alguna vez hasta una hora, moviendo solamente la cabeza y el cuello de aquí para allá, olfateando el aire. En seguida hacía un movimiento hacia adelante o giratorio y terminaba pronto orinando o defecando. Probablemente, de esto dependían sus primeros movimientos de excitación. Después continuaba de pie en el mismo sitio. Cuando llegaba la hora acostumbrada de la comida empezaba también a andar y olfatear. La taza en que se le presentaba el alimento le obligaba también a moverse tras ella si se le retiraba. El acto de la comida era completamente normal. El perro se sostenía torpemente sin cabecear, pero si debía hacer alguna vuelta rápida resbalaba, aun cuando rara vez caía. Alguna vez tropezaba con los obstáculos, pero siempre se desembarazaba de ellos. A pesar de repetidos experimentos, no se logró obtener el reflejo sexual. El animal no contestaba cuando se le llamaba y, en general, no mostraba ninguna reacción frente a otros perros ni frente a las personas. Si el pelo o cualquier otra parte de la piel, especialmente de la cabeza o del cuello, eran tocados ligeramente, ya por el hombre o por otros animales, por el aire o por las gotas de lluvia, el animal caía en un estado de profunda excitación, que se manifestaba por gruñidos, ladridos, rechinar de dientes y por movimientos generales. De ordinario en estos casos, el animal dirigía hacia arriba la cabeza y casi nunca hacia el sitio de donde provenía la excitación. Además, la presión constante de algún aparato sobre la piel o las ligaduras, con las que era sujeto a la mesa de operaciones, dejaban al animal quieto y sosegado.

Como ya se ha dicho, durante el tiempo que el animal vivió fué presa periódicamente de convulsiones, de las que se recobraba con relativa rapidez. Con el propósito de investigar y darnos cuenta de los motivos de la extraña conducta del animal, estudiamos la actividad refleja condicionada. Se restableció fácilmente un antiguo reflejo condicionado alimenticio a la campanilla. Se estableció un nuevo reflejo condicionado al sonido de un tubo de órgano de 300 vibraciones por minuto, y también un nuevo reflejo al olor al alcanfor, y una diferenciación a un sonido de un tubo de órgano tres to-

nos más alto, y una inhibición condicionada al reflejo al alcanfor en combinación con el sonido de un metrónomo. El experimentador Dr. Satournof no logró restablecer ninguno de los reflejos táctiles condicionados que existían antes de caer enfermo el animal. Observó, sin embargo, que los estímulos condicionados positivos eran, en general, aptos para desarrollar propiedades inhibidoras, y que el proceso inhibidor era extremadamente inerte, mostrando un prolongado post-efecto sobre los reflejos positivos.

El otro investigador que trabajó con este perro (el Dr. Kouraief) comprobó las peculiaridades ya mencionadas y trabajó muy principalmente con reflejos de corto retardo, obteniendo sin dificultad el restablecimiento de los reflejos a los estímulos táctiles. La tendencia del sistema nervioso a la inhibición iba en aumento a medida que se hacían más frecuentes los ataques de convulsiones, hasta que en uno muy violento del 19 de Mayo de 1912 el animal pereció. El examen *post mortem* reveló que después de la extirpación de la cicatriz, el defecto de la sustancia cerebral alcanzaba las siguientes circunvoluciones: la parte posterior del *girus postcrucial*, la parte anterior del *girus suprasplenialis*, *ectolateralis* y *entolateralis*, *el girus suprasilvius medio*, la mitad superior del *girus coronarius* y algo del *girus ectosilvius medio*. Los lóbulos occipital y temporal estaban atrofiados, la masa de la corteza en estas dos áreas estaba disminuída, y las circunvoluciones aplanadas. El lóbulo frontal permanecía aparentemente intacto.

El examen *post mortem* demostró que la destrucción de la masa cerebral alcanzaba en su mayor parte la parte posterior de la corteza, mientras que la parte anterior estaba afecta en menor extensión. Naturalmente, por consiguiente, la conducta de este perro, como lo demostró la observación de sus reflejos condicionados, se parecía a la de los animales en los que se había extirpado la parte posterior de la corteza cerebral. Desgraciadamente, el animal no pudo ser sujeto al análisis de los reflejos a estímulos complejos visuales y auditivos. Sin embargo, la ausencia de tales reflejos pudo ser inferida del hecho de que el perro no reaccionaba a la llamada y no mostraba relaciones sociales con otros animales ni con el hombre.

Ciertas irregularidades en la marcha dependían indudablemente de la lesión del analizador motor. Es dificultoso encontrar una explicación adecuada para la prolongada estancia del animal en un

mismo sitio y para las exageradas reacciones a los contactos con su piel. En cuanto a lo primero, no es posible decidir si se trata de la expresión de un dominio de la inhibición en la corteza que seguía a períodos de violentas excitaciones (convulsiones) o si debía ser considerado como el resultado de una lesión parcial del analizador cutáneo. La última explicación encuentra su apoyo en la conservación de la movilidad usual de la cabeza y del cuello. Las reacciones exageradas pueden ser de origen cortical o un reflejo de los centros subcorticales. Teniendo en cuenta que estaban presentes los reflejos condicionados táctiles, la última explicación parece improbable. Resulta difícil reconciliar la extrema excitabilidad del analizador cutáneo con la hipótesis de un predominio del proceso inhibidor en la corteza. Para resolver estos problemas hubiese sido necesario realizar amplias variaciones de los experimentos que a su tiempo no fueron hechas.

Al describir los casos de la presente lección, no tengo la pretensión de haber dado una explicación satisfactoria del mecanismo nervioso de las desviaciones patológicas de la conducta de los perros después de la lesiones quirúrgicas de la corteza cerebral. Mi intención ha consistido simplemente que estos problemas pertenecen legítimamente al dominio de la fisiología, y, por tanto, que su estudio puede ser hecho por los métodos actuales de esta ciencia.

La totalidad de los experimentos sobre los reflejos condicionados llevados a cabo, referidos en las tres últimas lecciones, confirman las observaciones de antiguos y recientes autores sobre el mismo problema, si bien nosotros hemos podido añadir nuevos hechos y formular nuevos problemas. Pero nuestros experimentos refutan la doctrina de centros especiales de asociación o la existencia en los hemisferios de alguna zona especial, en la que estén confinadas las más altas funciones del sistema nervioso, doctrina que ha sido también contradicha por H. Munk.

LECCIÓN 22

Las características generales de las presentes investigaciones y sus dificultades especiales. - Descubrimiento de ciertos errores que necesitan la modificación de interpretaciones algo prematuras.

LA investigación científica de los fenómenos biológicos, puede ser conducida por diferentes rutas, desde las cuales puede ser tratado el problema desde puntos de vista diferentes. Por ejemplo, podemos considerar sólo el aspecto físicoquímico de los fenómenos, analizando los fenómenos de la vida por métodos correspondientes a la física y a la química. De otra parte, teniendo en cuenta el hecho de la evolución de la materia viva, nosotros podemos dilucidar las funciones de los complejos biológicos estudiando las funciones de las unidades elementales orgánicas, en este caso las células. Finalmente, podemos analizar las actividades de los complejos biológicos de un modo directo, investigando las leyes que gobiernan esta actividad, o, en otras palabras, intentando definir todas aquellas condiciones que determinan la forma de esta actividad, considerándolas en cada instante y en todas sus variaciones. La ruta seguida en las investigaciones que han sido objeto de estas lecciones, ha sido la del tercer punto de vista. Nuestras investigaciones se han ocupado en inquirir la naturaleza íntima de la excitación y de la inhibición como tales. Nosotros las hemos tomado como las dos propiedades fundamentales y las dos manifestaciones más importantes de la actividad de los elementos nerviosos.

No fué nuestro ánimo interpretar la actividad de los hemisferios en los términos de las funciones elementales del sistema nervioso, como se ha hecho, por ejemplo, en la fisiología de las fibras nerviosas. También hemos despreciado, intencionadamente, el problema muy controvertido de la localización actual de estos dos procesos fun-

damentales. La aceptación de la concepción más general de los dos procesos de inhibición y excitación como funciones básicas de los elementos celulares nerviosos, fué suficiente para el fin de nuestras investigaciones; siendo el estudio de los reflejos condicionados del carácter de una investigación general de las funciones de la corteza cerebral, como exhibidas en las varias reacciones del organismo a muchos estímulos separados, originados dentro o fuera del organismo, para cuya recepción existe un enorme número de células corticales separadas, y que después de la extirpación de la corteza pierden su significación para el organismo. Es muy probable que la excitación y la inhibición, las dos funciones de las células nerviosas que están íntimamente entremezcladas, y que constantemente se reemplazan una a otra, pueden representar fundamentalmente sólo fases diferentes de un mismo proceso fisicoquímico. El primer designio de nuestra investigación fué determinar seguramente y registrar las diferentes fases de la actividad cortical, la ausencia o presencia de una fase inhibidora o excitadora y las exactas condiciones bajo las que la intensidad del proceso excitador o inhibidor varía y las interrelaciones mutuas entre estos procesos. Es claro que la naturaleza intrínseca de nuestra obra está estrechamente relacionada con la obra de Sherrington y sus colaboradores sobre la médula espinal, y es imposible no dejar de hacer resaltar en cuántos puntos los aspectos diferentes de la actividad nerviosa de la corteza corresponden a los descritos en la fisiología de la médula espinal; un hecho que parece evidenciar la semejanza de leyes fundamentales que gobiernan la actividad nerviosa en los dos casos.

Las investigaciones sobre la actividad de la corteza sobre las bases que acabamos de delinear, presentan, indudablemente, dificultades excepcionales. La extraordinaria reactividad de la corteza, por una parte, y el innumerable número de estímulos que continuamente caen sobre la misma, por otra parte, son responsables de las dos peculiaridades fundamentales de la actividad cortical, y que son: primero, su determinación en todos sus detalles, aun en los más pequeños, y segundo, su estado perpetuo de inestabilidad, cambiando tan rápidamente que en la práctica es imposible observar algún aspecto de ella en una forma enteramente pura y apreciar así y controlar todas las condiciones determinantes. Los cambios más pequeños en las condiciones exteriores o interiores del organismo, cambios que pueden ser completamente imperceptibles para nos-

otros, ejercen una influencia profunda sobre las actividades corticales. Es claro que estas peculiaridades especiales de la investigación son, en muchos ejemplos, la causa de errores, especialmente teniendo en cuenta que es tentador inclinarse a diferentes analogías, aunque imaginarias, y a generalizaciones plausibles, una tendencia que no puede ser considerada demasiado en contra en el presente estado de nuestra investigación.

La opinión, por decirlo así, a menudo fracasa al marchar tras la inmensa variedad de interrogaciones, y por esto es por lo que nuestras interpretaciones son muy a menudo limitadas y conducen a errores que deben ser constantemente corregidos. Verdaderamente, yo no dudo de que el modo como ha sido presentado el sujeto de estas lecciones será corregido en lo futuro en muchos detalles. Errores en la interpretación y errores también en los métodos de observación, son de esperar, desde luego, en un estudio de tan tremenda complejidad. Estas peculiaridades especiales de nuestro sujeto son las razones por las que yo pienso que es conveniente retardar la presentación sistemática de nuestras investigaciones hasta el momento presente, pues nuevos problemas surgen constantemente, y muchas cuestiones quedan todavía pendientes. Muy a menudo nos vemos forzados a dirigir nuestra atención desde problemas que estamos estudiando a otros fenómenos nuevos que introducen nuevos problemas y que reclaman una revisión de antiguos puntos de vista. Este aspecto general de la investigación de la actividad de la corteza cerebral quiero hacerla resaltar particularmente en la presente lección, tomando algunos ejemplos de observaciones que no han sido discutidas en las lecciones precedentes.

La sorprendente minuciosidad de detalles, determinada en la actividad cortical por agentes internos y externos y la extraordinaria precisión y delicadeza de las respuestas de la corteza cerebral a los más pequeños cambios de esos agentes excitadores, son ilustradas claramente por las dos observaciones siguientes, que son tomadas del último período de nuestros trabajos.

El perro utilizado en el primero de estos experimentos ha sido ya mencionado en las lecciones precedentes, y fué, precisamente, el que estuvo sometido a la extraordinaria influencia de la inundación que tuvo lugar en Petrogrado, perro que después sirvió para la investigación de una perturbación funcional del analizador acústico. En el curso de un mes, durante el cual el animal se com-

portó normalmente, se desarrolló una diferenciación a un tono alto. Durante la acción aislada del estímulo condicionado (diez segundos), el efecto secretor fué de unas 5 gotas; la diferencia entre el efecto de un estímulo intenso y otro débil fué muy definido, y la comida que se dió como refuerzo fué tomada por el perro siempre con avidez. En la mesa de operaciones el animal permaneció tranquilo. Nosotros introdujimos ahora una modificación en el experimento, aparentemente muy pequeña, y la acción aislada del estímulo condicionado fué prolongada durante cinco minutos más. Como resultado de esto, toda la actividad condicionada quedó perturbada inmediatamente. Los ejemplos siguientes son tomados de los dos períodos de nuestras investigaciones.

TIEMPO	Excitador condicionado en el curso de 10 segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 10 segundos.	Observaciones.
Experimento del 19 de Junio de 1926 (Experimento normal).			
10 h 35'. . .	Tono de 250 vibraciones por minuto.	4 1/2	El perro permanece tranquilo; con la excitación condicionada se presenta reacción motriz alimenticia y come de una vez y vorazmente.
38'. . .	Tono de 150 vibraciones por minuto de diferenciación	0	
46'. . .	Glu-glu	5	
52'. . .	Lámparas eléctricas. . .	5 1/2	
59'. . .	Glu-glu	5	
Este experimento, como se ve, fué normal y se registró al núm. 29 de Junio de 1296.			
Experimento del 24 de Junio de 1926 (con la innovación).			
10 h 28'. . .	Tono de 250 vibraciones por minuto	7	Reacción alimenticia; en la pausa se intranquiliza.
34'. .	Lámparas eléctricas. . .	2	Débil reacción alimenticia; come.
49'. . .	Timbre.	0	En la pausa, lo mismo. Toma la comida a los 15 segundos.
54'. . .	Lámparas eléctricas. . .	1 1/2	Reacción alimenticia; come de una vez.
11 h 01'. . .	Glu-glu	0	Se vuelve y no toma la comida.

La primera aplicación del estímulo condicionado en el experimento del 24 de junio produjo un gran efecto secretor, mayor que el corriente, por la razón de que la acción aislada del estímulo condicionado había sido prolongada por más de cinco segundos.

La reacción motora alimenticia en respuesta al estímulo fué muy viva, y la comida se consumió en seguida, y todo prometía un experimento normal, no habiendo indicación ninguna de anormalidad extraña. Sin embargo, ya durante el intervalo entre la primera y segunda estimulación, el animal demostró una excitación poco corriente. Esto fué seguido más tarde de una fase paradójica; a un estímulo intenso (sonido de la campanilla eléctrica) la reacción secretora desaparece, mientras que el reflejo motor está considerablemente disminuído. El animal, a la primera aplicación de la campanilla, aceptó la comida después de algún retardo, y, después de la segunda aplicación, no la tocó en absoluto. Un estímulo débil (lámpara), no obstante, provocó una secreción, si bien disminuída, y una respuesta motora alimenticia. Al día siguiente volvimos a la duración acostumbrada de la acción aislada del estímulo condicionado (diez segundos). La perturbación, sin embargo, se hizo todavía más pronunciada; el efecto secretor fué ausente durante el experimento, mientras que el animal tomaba la comida sólo con los estímulos débiles y no la tocaba con los estímulos fuertes. Al tercer día todos los reflejos volvieron a lo normal, excepto el debido al primer estímulo empleado el día 24 de junio; cuando la acción aislada del estímulo fué prolongada, dió un efecto secretor disminuído. (Sólo la mitad de la secreción usual durante diez segundos.) Un experimento ulterior, con una prolongación temporal de la acción aislada del estímulo condicionado, produjo exactamente el mismo estado patológico del animal (fase paradójica). Estas observaciones proporcionan un ejemplo brillante de la exquisita delicadeza en la reactividad de la corteza, y demuestran cuán considerable puede ser el efecto de cambios mínimos en las condiciones de un experimento.

El segundo perro, ya anteriormente mencionado, *el sabio*, fué de un tipo extremadamente inhibidor, y el mismo cambio en las condiciones experimentales condujo a resultados exactamente opuestos. Este perro, cuando se le dejó en la mesa de operaciones sin aplicación de ningún estímulo, pronto caía en somnolencia, resultando que no sólo los reflejos condicionados desaparecían, sino

también los reflejos en respuesta a la administración actual de la comida. Con el fin de vencer esta somnolencia, nosotros utilizamos el método corriente de abreviar la acción aislada del estímulo condicionado de medio a un segundo. Después de tres semanas de esta práctica, la somnolencia desapareció, y el perro tomó ahora la comida en cuanto se le presentaba, y la consumía con avidez. Una prolongación de la acción aislada del estímulo condicionado a cinco segundos demostró la presencia de un reflejo secretor condicionado. Continuando los experimentos con la acción aislada de cinco segundos, el reflejo mantenía su intensidad por varios días. Después de esto el reflejo disminuyó de nuevo, y el animal era presa de la somnolencia. Sin embargo, fué suficiente prolongar el estímulo condicionado diez segundos para que el animal se mantuviera alerta; el efecto secretor retornó después de varias aplicaciones del estímulo prolongado, y, lo que es muy importante, apareció dentro de los cinco primeros segundos de la acción aislada del estímulo condicionado. Continuando los experimentos con la acción aislada de diez segundos, el animal se hizo de nuevo somnoliento, y el reflejo condicionado secretor desapareció de nuevo. Una prolongación ulterior del estímulo condicionado a quince segundos produjo un efecto similar al de la primera prolongación a diez segundos; esto es, un retorno temporal al estado de alerta y una secreción condicionada considerable, comenzando dentro de los primeros cinco segundos. Los mismos resultados fueron repetidos dos veces más al prolongar el estímulo condicionado a veinte y veinticinco segundos. He aquí el resultado de un experimento:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Principio de la segregación de saliva en segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 15 segundos.
	Experimento del 28 de Febrero de 1925.		
8h 53' . . .	Golpes de metrónomo. .	7	1
9» 3' . . .	Excitación mecánica de la piel	—	0
18' . . .	Silbato.	—	0

Al próximo día la acción aislada del estímulo condicionado se prolongó a veinte segundos. El siguiente experimento fué realizado después de dos días de práctica con un largo intervalo:

TIEMPO	Excitador condicionado aplicado en el curso de 15 segundos.	Principio de la segregación de saliva en segundos.	Segregación de saliva en gotas a los 15 segundos.
	EXPERIMENTO DEL 5 DE MARZO DE 1925.		
9h 2' . . .	Golpes de metrónomo. .	4	5
12' . . .	Silbato.	2	8
24' . . .	Excitación mecánica de la piel	10	3 1/2

Así una pequeña prolongación de la acción aislada del estímulo condicionado provocó, después de pocas repeticiones, un estado temporal de excitación del perro, que hizo desaparecer la somnolencia, reapareciendo la reacción secretoria, que comenzaba muy poco después del comienzo del estímulo condicionado, y siendo muy clara en el período, en el que no hubo secreción durante la corta acción aislada del estímulo. Este último hecho demuestra que el aumento de secreción no fué debido puramente a la prolongación del período de observación, sino que fué el resultado de una excitación cortical.

Vemos así que el mismo cambio conduce a efectos opuestos en los dos perros. En el primero da como resultado la inhibición, y en el segundo, la abolición de la inhibición. Probablemente, la diferencia en los efectos fué dependiente del hecho de que el primer animal estuvo alerta durante los experimentos (en estado de excitación cortical), mientras que el otro perro estaba somnoliento (en estado de inhibición cortical).

Nosotros nos encontramos constantemente con casos en los que los cambios patológicos en el estado del animal son debidos a condiciones secundarias desconocidas. Se ha repetido en las lecciones precedentes, que los reflejos condicionados a estímulos pertenecientes a diferentes analizadores, son normalmente de diferente magnitud. Recordaremos que el proceso nervioso es considerado por los actuales fisiologistas idéntico en todas las fibras nerviosas, y que la diferencia de percepción de la luz, sonido, etc., tiene su fundamento en diferencias materiales de los elementos corticales correspondientes; nosotros también estamos inclinados a atribuir la diferencia en la magnitud del efecto condicionado a peculiaridades individuales de las células de los diferentes analizadores. Repetidas

investigaciones sobre esta cuestión mencionada ya anteriormente, demuestran que las diferencias en la magnitud de las reacciones condicionadas a estímulos pertenecientes a diferentes analizadores, dependen fundamentalmente de la intensidad de los estímulos en sí mismos. A esta conclusión, como recordaremos, se llegó de la siguiente manera:

Hace tiempo conocíamos que un estímulo complejo condicionado, compuesto de dos agentes pertenecientes a diferentes analizadores, uno de los estímulos, invariablemente, sobrepasaba al otro, como fácilmente podía ser revelado, investigando los componentes individuales separadamente. En tales complejos, el estímulo auditivo en la mayoría de los perros sobrepasaba al visual, al táctil y al térmico; pero en un complejo compuesto de estímulos auditivos débiles y de estímulos visuales intensos, la relación era opuesta completamente. Esta observación probó que la diferencia en la respuesta era debida, no a diferencias fundamentales en la estructura celular de los diferentes analizadores, sino a la intensidad relativa de los estímulos individuales.

Ahora bien; lo que acabamos de indicar, es la regla para la mayoría de los casos; pero en algunos pocos animales, la diferencia en la magnitud de la respuesta condicionada a los diferentes agentes, no existe en absoluto.

Nosotros hemos prestado una gran atención al estudio de esta desviación; pero no estamos todavía en condiciones de definir exactamente bajo qué especiales condiciones tiene lugar.

Algunas de las condiciones determinantes son, sin embargo, conocidas. Estas condiciones dependen, en casos especiales, del tipo de sistema nervioso a que pertenezca el animal, excitable o inhibidor.

En el tipo inhibidor, las relaciones corrientes entre la intensidad del estímulo y la magnitud de sus efectos, resulta especialmente clara, teniendo lugar prácticamente, sin excepción, a no ser en casos patológicos en extremo.

Es verdad, que si el período de acción aislada es corto, no existe ninguna diferencia aparente entre los efectos de los estímulos intensos y débiles, teniendo en cuenta que en el estado inicial, el efecto es prácticamente el mismo en ambos casos; pero cuando se prolonga el estímulo, la secreción aumenta rápidamente en el caso del estímulo intenso, y sólo de un modo lento en el caso de estímulo débil.

En el caso de perros muy excitables, por el contrario, la disminución del estímulo condicionado ayuda a descubrir las relaciones usuales entre las magnitudes de los efectos de los estímulos intensos y débiles, relación que no es aparente más que cuando los estímulos son muy prolongados.

Debido al inmenso número de condiciones diferentes que determinan los estados distintos de actividad de la corteza, yo encuentro que, incluso ahora, el análisis fisiológico de hechos, al parecer simples y bien conocidos, está a menudo muy lejos de ser perfectamente conocido. Yo describiré, por ejemplo, las observaciones sobre uno de nuestros animales recientemente adquiridos (experimentos de los doctores Podkopaef y Virjkousky). En este caso, los reflejos condicionados a diferentes agentes fueron desarrollados con la siguiente importante variación del método corriente.

El primer agente, al que se le dieron propiedades condicionadas, se aplicó alternativamente con y sin refuerzo por comida. El reflejo condicionado se desarrolló comparativamente pronto (a la 20 aplicación). En el caso del próximo estímulo, el refuerzo se hizo a cada tercera aplicación. El reflejo se desarrolló mucho más pronto que antes (a la 7.ª aplicación). El animal, sin embargo, cayó en un estado de extrema excitación. Finalmente, un agente se reforzó sólo cada cuatro aplicaciones, y en este caso, el reflejo condicionado no se desarrolló, y el animal se hizo algo somnoliento. El último estímulo fué aplicado 240 veces en total (60 en conjunción con la comida).

Intentaremos ahora, con ayuda de nuestros conocimientos previos, la interpretación de estos hechos. ¿Por qué el reflejo condicionado en el último caso no tuvo lugar, o, por lo menos, por qué su formación se hizo tan lenta, si él, finalmente, se habría de desarrollar? El mecanismo fundamental del desarrollo de un reflejo condicionado, depende de la excitación de algunos puntos definidos de la corteza, que coincidan con una excitación más intensa de algún otro punto, probablemente también de la corteza, que conduzca a una conexión entre estos dos puntos, y, por el contrario, si tal estimulación coincidente de estos puntos no se repite por un largo plazo de tiempo, la vía de unión se oblitera y la conexión se interrumpe. Pero cuando tal vía se ha establecido de un modo firme, ella permanece intacta por meses y, a veces, años. Resulta claro que, bajo adecuadas condiciones, se puede establecer una nueva conexión a

la primera excitación simultánea, haciéndose más intensa a cada repetición.

En los experimentos ordinarios con perros normales, se requieren, aproximadamente, 20 repeticiones reforzadas para establecer el primero de los reflejos condicionados experimentalmente producidos, y este número basta en la primera variación descrita anteriormente (refuerzo alternado).

En el establecimiento de los reflejos siguientes, bajo condiciones normales, sólo son necesarias de 5 a 5 repeticiones, y todavía, en el caso que estamos discutiendo (refuerzo a cada cuatro aplicaciones), 60 repeticiones no producían resultado. La primera explicación posible es la prolongación del intervalo entre los reflejos separados; pero esto no puede ser la razón en el caso que estudiamos, desde que, con los mismos intervalos de tiempo, pero omitiendo la aplicación no reforzada durante los intervalos, el reflejo condicionado se desenvuelve invariable y prontamente.

Resulta claro, por consiguiente, que la frecuente repetición del agente no reforzado debe oponer una poderosa resistencia al desenvolvimiento de un reflejo condicionado. Nosotros sabemos ya, que cualquier nuevo estímulo que evoque el reflejo investigador cesa, por repetición, de tener efecto alguno, a menos que el estímulo haya sido seguido por algún otro reflejo. La desaparición de cada efecto es sabido que es debida al desarrollo de la inhibición en aquellos elementos corticales sobre los que actúa el estímulo.

Además, en la tercera variación del experimento, una inhibición puede desarrollarse, debido a la aplicación de tres estímulos no reforzados, y los elementos corticales no adquieren con el cuarto estímulo reforzado un estado suficiente de excitación para una conexión con los elementos nerviosos excitados por el alimento. Pero si bien esta interpretación parece muy plausible, falla cuando se somete a la siguiente prueba experimental.

Cuando el estímulo ha sido repetido 240 veces (60 veces con refuerzo), un estímulo condicionado preestablecido fué aplicado treinta segundos después del estímulo inefectivo. No se observó ningún post-efecto inhibidor. Claramente, por consiguiente, el agente inefectivo no pudo producir ninguna inhibición difusa.

Todavía era posible, sin embargo, que, debido a una práctica prolongada, el efecto inhibidor se concentrase extremadamente en una región vecina; pero esta explicación no pudo ser apoyada por

nuestros experimentos; cuando nosotros comenzamos ahora a reforzar el agente a cada aplicación sucesiva, el efecto secretor condicionado fué ya considerable al tercer refuerzo, demostrando que el plazo de desarrollo del nuevo reflejo condicionado fué máximo. Nosotros no podemos, por consiguiente, considerar que el estímulo haya tenido ninguna propiedad inhibidora definida.

Varias otras explicaciones posibles, han sido también comprobadas experimentalmente; pero hasta ahora hemos fracasado en nuestro intento de dar una explicación a la naturaleza de este fenómeno. Nuestros experimentos demuestran, simplemente, que nosotros, hasta ahora, no tenemos dominio sobre todas las circunstancias que determinan el desarrollo de los reflejos condicionados. Las circunstancias enumeradas en la lección 2.ª son suficientes, sin embargo, en lo tocante al desarrollo de todos aquellos reflejos con los que nosotros estamos acostumbrados a trabajar, aun cuando no agotan el asunto, puesto que nosotros hemos fracasado al intentar explicar los resultados de los experimentos descritos anteriormente. Debe existir alguna otra circunstancia que, hasta el presente, ha escapado a nuestra inquisitiva. Este fracaso sirve sólo para demostrar la sorprendente extensión en que es determinada, en cualquier detalle, la actividad cortical y la asombrosa reactividad de los elementos corticales.

Resulta evidente actualmente, que no existe una inmediata posibilidad de atacar la actividad córtical, desde el punto de vista puramente físicoquímico.

Tampoco podemos esperar la explicación de la actividad cortical del estudio de las propiedades elementales del sistema nervioso. Nosotros llegamos, pues, a la conclusión de que todavía no poseemos un conocimiento completo descriptivo de los varios aspectos de esta actividad. Nuestro fin capital, al estudiar actualmente la actividad cortical, debe consistir, por consiguiente, en reducir la gran cantidad de las varias observaciones separadas a un número progresivamente menor de unidades generales y más fundamentales. Esto ha sido, en parte, realizado, y en algunos casos nos parece habernos aproximado a la meta; pero, en otros casos, al enfrentarnos con nuevos aspectos de la actividad cortical, hemos tenido que reconocer que nos hayamos en su estudio más allá de nuestro poder actual de análisis.

Al comienzo de nuestras presentes investigaciones sobre la

base de signos muy definidos, pero puramente externos, nosotros distinguimos tres tipos de inhibición: externo, interno y sueño. Un gran número de observaciones nos permite considerar las diferencias entre la inhibición interna y el sueño como puramente secundarias. El sueño, y las varias formas de inhibición interna son aspectos de un mismo proceso, que en unos casos es fragmentado y localizado, y en otros casos es difuso. Cuando en el curso de nuestras ulteriores investigaciones sobre los reflejos condicionados, chocamos con el fenómeno de la inducción mutua, nos dimos cuenta de la semejanza entre la inducción negativa y la inhibición externa. Por consiguiente, parece muy probable la identidad fundamental de los tres tipos de inhibición, y nosotros hicimos esfuerzos especiales para reunir más pruebas sobre este punto. Algunas de estas pruebas han sido ya dadas anteriormente, y otras, más recientes, podremos añadir en la presente lección. En la lección sobre la inducción se describió un experimento, en el que un reflejo de defensa condicionado a un estímulo táctil de un lugar de la piel, ejerció un post-efecto inhibidor sobre un reflejo condicionado alimenticio a un estímulo táctil de otros lugares de la piel. Nosotros creemos tener razón al considerar que esta inhibición era, en parte, cortical. En la lección sobre las diferentes fases de transición entre el estado de alerta y el del sueño, se demostró que algunas de estas fases pueden ser observadas, no sólo durante el post-efecto de inhibición interna (diferencial), sino también bajo la influencia de la inhibición externa. Yo estoy ahora en posición de añadir algunas otras consideraciones en favor de la idea de la identidad entre la inhibición externa y la interna. Estamos inclinados a considerar el hecho, frecuentemente mencionado, del obscurecimiento en un estímulo complejo condicionado del componente más débil por el más fuerte, como basado sobre la inhibición externa.

Los elementos corticales pertenecientes al estímulo más intenso, inhiben los correspondientes al estímulo más débil, y, por consiguiente, este último sólo puede establecer una conexión muy débil con el centro absoluto. Esta teoría está afirmada por el hecho de que la intensidad de las conexiones condicionadas recientemente establecidas, dependen de la intensidad relativa del estímulo condicionado. Esta consideración aproxima todavía más el fenómeno de la inhibición externa a la inducción negativa, pues la aplicación del estímulo condicionado positivo refuerza o, incluso restablece, el

estado de inhibición de los elementos nerviosos que actúan sobre el estímulo inhibidor. Muchos de mis colaboradores (doctores Mishtovt, Krjishkovsky y Leporsky) se dieron cuenta que, para el completo y rápido establecimiento de un inhibidor condicionado, es de la mayor importancia elegir un estímulo que no sea mucho más débil en intensidad que el componente positivo de la combinación. Experimentos recientes realizados a este respecto por el Dr. Foursikof, no sólo corroboran estas observaciones, sino que añaden el hecho importante de que la inhibición externa, que es realizada a cuenta del reflejo investigador, es producida a la primera aplicación del nuevo estímulo, y, a menudo, gradualmente, y casi de un modo imperceptible, pasa a un estado permanente de inhibición condicionada. Yo me permito adelantar el punto de vista de que la inhibición externa e interna son fundamentalmente lo mismo, sólo como una cosa probable.

En la lección 19 se planteó la cuestión de que tres diferentes tipos de estímulos externos conducen a un estado inhibidor de la corteza, y que son los estímulos muy débiles, los estímulos muy intensos y los estímulos poco corrientes, y, al mismo tiempo, intentamos dar una interpretación biológica general de este hecho. El mecanismo fisiológico del efecto de estos estímulos, es todavía muy obscuro, y no encuentro posibilidad de discutir el problema de la inhibición en toda su amplitud. El material experimental, si bien es considerable, no es suficiente todavía para establecer ningún concepto general y definido de la naturaleza, de la inhibición y de sus relaciones con la excitación. Una explicación que satisfaga a un cierto grupo de fenómenos no puede, sin embargo, abarcar a todos. Muchas observaciones no están de acuerdo con las teorías, y, a menudo, en el curso de nuestros experimentos, nos hemos visto forzados a cambiar nuestra concepción de su mecanismo, aunque nunca de un modo enteramente satisfactorio. Aquí, de nuevo, como en la totalidad de nuestras investigaciones, sólo nos limitamos a coleccionar y sistematizar los hechos de observación.

El hecho de que los estímulos muy poderosos, y los muy débiles, tienen una tendencia mayor que los estímulos de mediana intensidad para producir inhibición, pertenecen a la categoría de problemas no resueltos, junto con el mecanismo de la desinhibición, el efecto positivo de los estímulos negativos en la fase ultraparadójica, y el efecto negativo de estímulos positivos, en el caso de lesio-

nes de la corteza cerebral. En muchos casos, fracasamos al tratar de ver cuáles fenómenos están relacionados entre sí y cuáles no tienen relación alguna y son radicalmente diferentes. Para hacer resaltar la dificultad con que se tropieza en tales casos, trataré de la cuestión de la producción de la inhibición por nuevas eventualidades o por una ordenación diferente de antiguas agrupaciones de estímulos. Cambiaremos, por ejemplo, la manera cómo el estímulo condicionado es reforzado por la comida. En lugar de ofrecerle la comida en un plato que se mueva automáticamente desde detrás de la pantalla, podemos echar la comida automáticamente sobre un plato que permanezca fijo delante del animal. En estas condiciones, muchos perros rechazan la comida, desapareciendo todos los reflejos condicionados. Esto es, claramente, un caso de inhibición; pero ahora queda explicar su mecanismo. Con facilidad, podemos comparar este hecho con lo referido en la lección 13, cuando un cambio repentino en el orden de aplicación de diferentes estímulos condicionados, da lugar, en algunos animales, a una inhibición más o menos profunda de toda la actividad condicionada, perturbación que persiste por varios días, aun cuando volvamos a aplicar los estímulos en el mismo orden que lo hacíamos anteriormente. Lo que sucede aquí para un pequeño número de estímulos condicionados, podemos pensar que ocurra con la totalidad de ellos.

Las repeticiones constantes de los estímulos externos en una forma exactamente determinada, conduce a un modelo también perfectamente determinado de actividad cerebral, y cada nueva distribución en el orden de los estímulos, conduce a una inhibición, de la misma manera que ocurría en nuestros experimentos. Esta comparación no explica, sin embargo, el mecanismo del desarrollo de la inhibicion en este caso particular. ¿Fué ello un resultado del reflejo investigador, debido a los cambios en las particularidades de los estímulos externos o, por el contrario, el reflejo investigador, y esta inhibición prolongada son dos fenómenos por completo independientes? En favor de la primera suposición, se puede adelantar que en perros muy sensibles a la inhibición, el reflejo investigador ejerce un post-efecto inhibidor muy prolongado.

El sujeto total de los reflejos condicionados ha crecido continuamente y se ha expansionado durante los veinticuatro años de su existencia. La lección presente demostrará al lector las excepcionales dificultades con que se ha tropezado. Muchas de estas dificulta-

des parecen ahora triviales, y el amplio material que al momento presente tenemos a nuestra disposición, nos permite revisar muchos de los resultados y corregir algunos importantes errores. Yo discutiré ahora uno de los errores que fué descubierto al repetir antiguos experimentos durante la preparación de estas lecciones, y también otros que todavía están en período de investigación.

En la lección 4.ª describimos tres maneras diferentes de restablecer los reflejos condicionados extinguidos. En la primera manera, la recuperación espontánea tuvo lugar después de un intervalo más o menos largo, y tal recuperación fué lenta en su desarrollo, pero estable. En la segunda, la recuperación fué realizada con ayuda de refuerzos, por medio del reflejo absoluto. En la tercera forma, la recuperación fué efectuada por la introducción de algún reflejo extraño. El resultado de los dos últimos casos, se describió como fundamentalmente diferente, teniendo en cuenta que el primero fué, no sólo rápido, sino también estable, mientras que el último fué también rápido, pero sólo temporal, esfumándose con la desaparición del reflejo extraño y de su post-efecto, si bien la inhibición adquirió de nuevo su intensidad y se mantuvo en sí misma hasta el final, lo mismo que cuando ningún extraestímulo hubo intervenido. El término desinhibición fué aplicado, por consiguiente, sólo al último caso. La dificultad de interpretar el mecanismo de esta diferencia, fué reconocido inmediatamente. Recientemente, durante los experimentos sobre algunos nuevos aspectos de la relación entre los estímulos condicionados y los absolutos, se repitieron estas antiguas observaciones, y nos encontramos con que estaban equivocadas (experimentos del Dr. PODKOPAEF).

La recuperación del reflejo condicionado extinguido se vió que en ambos casos era temporal, tanto en el caso del agente especial del refuerzo como bajo la influencia de un reflejo extraño. En ambos casos, los estímulos condicionados extinguidos recuperaron su efecto positivo sólo por un tiempo; después el efecto positivo desaparece de nuevo, ocurriendo espontáneamente la recuperación. Cuando el refuerzo condicionado extinguido es alimenticio, mientras que el extraño es un reflejo de defensa basado sobre la acción del ácido, la extensión y duración de la desinhibición, puede verse con gran facilidad y regularidad, siendo idéntica cualquiera que haya sido el método de restauración empleado. Estos experimentos fueron realizados en dos perros.

Yo describiré el experimento de uno de los perros. Al extinguir el reflejo alimenticio condicionado al estímulo de un metrónomo se vió que el reflejo permanecía entero por veinte minutos, contando desde la última aplicación no reforzada del estímulo condicionado. Entonces, espontáneamente, el reflejo comenzó lentamente a recuperarse, alcanzando a los treinta minutos un 40 por 100 de su valor original. Después de la extinción al 0 se reforzó inmediatamente el estímulo condicionado; pero de nuevo, a los veinte minutos, dió un efecto 0. Sin embargo, en otro experimento se comprobó, a los diez minutos después de un reflejo semejante, un efecto positivo. Resultados exactamente semejantes fueron obtenidos cuando se administró ácido en lugar de comida al primer 0, comprobándose de nuevo el reflejo al plazo mencionado anteriormente. He aquí los resultados de algunos experimentos. El estímulo condicionado a su primera aplicación dió 6 gotas en veinte segundos; el estímulo fué reforzado inmediatamente después de la extinción completa, y después de diez minutos dió 3 gotas en veinte segundos. Al siguiente día, los experimentos fueron repetidos en las mismas condiciones. El estímulo dió al comienzo 7 gotas durante veinte segundos, y comprobados veinte minutos después del refuerzo al primer 0 de extinción, no dió trazas de efecto secretorio alguno.

Los experimentos fueron realizados ahora administrando ácido después de la extinción del reflejo condicionado alimenticio a su primer 0. En el primer experimento, el reflejo dió al comienzo 5 gotas en veinte segundos. Comprobados diez minutos después de la administración del ácido siguiente al primer 0 dió 2 gotas. Al día siguiente dió de nuevo el estímulo condicionado 5 gotas al principio; pero investigado veinte minutos después de la administración de ácido siguiendo al primer 0, él permaneció sin efecto secretor alguno. El máximo de efecto desinhibidor en ambos casos fué alcanzado mucho más pronto que a los diez minutos de la administración de la comida o del ácido siguiendo al primer 0.

El error en nuestros antiguos experimentos fué debido a una falacia bien clara. La comparación del plazo de recuperación en los dos casos ha sido hecho entre el efecto del agente de refuerzo especial y el efecto del reflejo extraño mucho más débil, provocado por diferentes estímulos auditivos visuales o táctiles que generalmente tienen sólo un pequeño post-efecto, mientras que la comparación habría sido hecha con el efecto de desinhibición de otros agentes

extraños, como, por ejemplo, químicos, que tienen un post-efecto tan largo como la comida. El error fué facilitado por la falsa concepción de que el estímulo absoluto que fundamenta el condicionado debe estar en relación especial al último, confiriendo poderes especiales de restablecimiento después de la extinción. El resultado de estos recientes experimentos nos inclina más y más a creer que el proceso inhibidor surge en las células nerviosas en sí mismas y no en las vías de conexión entre las células excitadas por el estímulo condicionado y las excitadas por el estímulo especial absoluto empleado. Por otra parte, resulta difícil conciliar el hecho de la acción restauradora idéntica del ácido y la comida.

El segundo error probable que yo deseo hacer resaltar está todavía en curso de investigación, pero me permito discutirlo aquí ahora; de una parte, por la extrema importancia del hecho a que se relaciona, y de otra parte, porque él ilustra todavía más las grandes dificultades de la investigación. Recordaré que en la segunda lección hemos discutido lo esencialmente necesario para el establecimiento de los reflejos condicionados. Dejamos establecido que la acción del estímulo condicionado, originariamente neutral, puede sobrepasar al del estímulo absoluto; pero insistimos en el hecho de que el primero debe preceder, aunque sea corto espacio de tiempo, al último. Cuando el estímulo absoluto se aplica cinco o diez segundos antes del estímulo neutral, es imposible establecer un reflejo condicionado a despecho de 300 ó 400 repeticiones, mientras que por el método corriente cualquier reflejo condicionado puede establecerse en la mayor parte de los perros con sólo 3 a 20 repeticiones. Era natural suponer que los estímulos absolutos intensos actuando sobre alguna parte de la corteza provocaban, en virtud de la inhibición externa, un estado de tan profunda inhibición en el resto de la corteza que todos los estímulos que alcanzaban estas partes se hacían inefectivos. Tal estado puede ser comparado con el de un hombre muy preocupado con algún asunto que permanece *sordo* y *ciego* a todo lo demás que le rodea, siendo éste un fenómeno psíquico aceptado desde un punto de vista fisiológico como correspondiendo a una realidad objetiva. Lo lógico de este razonamiento nos hizo persistir en él hasta muy recientemente en que nuestra opinión ha cambiado.

La cuestión surgida ahora se refiere al mecanismo por medio del cual un refuerzo temprano del estímulo condicionado, esto es,

un acortamiento de su acción aislada, dificulta el desarrollo de la inhibición en las células corticales accionadas por el estímulo condicionado. Al investigar este problema con alguna modificación en los experimentos, nosotros chocamos inesperadamente con un nuevo hecho, y fué que si el estímulo absoluto se administraba antes del preestablecido estímulo condicionado, el reflejo condicionado se inhibía. Nuestra atención, como es natural, se dirigió al caso exactamente comparable, en el que, en lugar de un estímulo condicionado preestablecido, nosotros tratamos por un agente neutral que es aplicado para el desarrollo de un reflejo condicionado. El efecto del estímulo absoluto es precisamente el mismo, teniendo en cuenta que él exhibe en cada caso las propiedades de un inhibidor externo.

En contraste con estas observaciones, la introducción de una modificación pequeña en estas relaciones de tiempo entre el estímulo absoluto y cualquiera de los otros, hasta entonces agentes neutrales, adquieren propiedades condicionadas y el estímulo condicionado se intensifica. Este contraste nos recuerda otra serie de hechos, cuales son la relación entre el desarrollo de un reflejo condicionado secundario y el desarrollo de la inhibición condicionada, caso en que bajo condiciones externas idénticas, pero con un pequeño cambio en las relaciones de tiempo entre los dos estímulos, se desarrolla en un caso un proceso de excitación y en otros un proceso de inhibición.

Todas estas observaciones concernientes a la acción de los estímulos absolutos nos señala la opinión (que nos hace modificar nuestra antigua concepción) de que el mecanismo del desarrollo de un reflejo condicionado y el mecanismo de la inhibición externa son cosas algo semejantes, y que el proceso de inhibición externa tiene alguna relación con el desarrollo de nuevas conexiones entre los diferentes elementos corticales. Si la analogía entre la inhibición externa y el desarrollo de los reflejos condicionados es aceptable, se podría esperar que en el caso en que el estímulo absoluto precede ligeramente a la acción del agente neutral habría muy al comienzo una oportunidad para la formación de un enlace entre sus diferentes puntos corticales que conduciría a la formación de un reflejo condicionado inestable. Este reflejo sufriría, sin embargo, rápidamente la inhibición, debido a la repetición de estímulos.

Hemos dicho ya que la administración de un estímulo absoluto que preceda inmediatamente al condicionado preestablecido con-

duce, sólo gradualmente, a una disminución definida del reflejo, disminución que es todavía más rápida y más profunda cuanto más pequeña sea la intensidad del estímulo condicionado. Recordando esto, nosotros aplicamos la combinación semejante del estímulo absoluto con el estímulo hasta ahora neutral; pero repetimos esta combinación sólo por muy poco tiempo, para evitar el desarrollo del proceso inhibidor. En muchos casos se obtuvo el resultado esperado. El estímulo, hasta ahora neutral, comprobado en este momento, reveló propiedades condicionadas indudables (experimentos de la señorita PAULOVA y de los doctores KREPS, PODKOPAEF, PROLOCOF y KOUPALOF).

Considerando ahora, después de estos experimentos preliminares, los resultados obtenidos en los experimentos mucho más tempranos del Dr. KRESTOVNIKOF, nosotros encontramos que los estímulos neutrales fueron comprobados por un efecto condicionado sólo después de un amplio número de repeticiones del estímulo absoluto, precediendo ligeramente al agente neutral; además, incluso bajo estas circunstancias, el estímulo neutral intenso, cuando se comprobó individualmente al principio, daba como resultado algún efecto secretor. Este efecto secretor fué, sin embargo, explicado como un efecto casual y no verdaderamente condicionado; un ejemplo brillante del peligro de generalizaciones demasiado atrevidas. Nosotros pensamos que si hubiera un verdadero reflejo condicionado aumentaría en intensidad por repetición de la combinación y no disminuiría y, finalmente, desaparecería, como sucede en estos experimentos. Es posible también que nosotros estuviésemos confundidos por la ausencia de una definida reacción motora condicionada.

Como hemos hecho notar, el problema fué tratado con el auxilio de todos los conocimientos que nosotros habíamos adquirido en los últimos años. Si los experimentos preliminares descritos anteriormente hubiesen sido por completo sostenidos, se hubiese descubierto un hecho importante en la fisiología de la corteza cerebral, ciertamente el hecho de que pueden establecerse nuevas conexiones en la corteza, no sólo en el área de excitabilidad óptima, sino también en aquellas áreas que están en una u otra fase de inhibición.

En las presentes lecciones, mi intención no ha sido tanto al detallar minuciosamente los diferentes experimentos, sino también hacer resaltar las peculiaridades fundamentales del método de los re-

flejos condicionados. Yo confío en que el gran número de hechos discutidos en las lecciones precedentes son en sí mismos una indicación suficiente de que la totalidad del problema ha estado sometido a una intensa investigación científica, resultando de un gran número de datos de gran valor. No he dudado en exponer en la presente lección los puntos débiles de nuestra obra científica. La consideración de todas las dificultades me ha parecido preferible a su desprecio. Además, ha sido mi deseo inducir a otros trabajadores en este campo de tan extraordinaria complejidad y dificultades.

Al reflexionar sobre los resultados obtenidos al trabajar sobre este campo de la fisiología he sentido la satisfacción de haber conseguido, en parte, los dos anhelos del humano intelecto: el esfuerzo por descubrir nuevas verdades y la protesta contra la pretensión de haberla descubierto por entero. En el dominio que estudiamos existe todavía un inmenso óceano por explorar.

LECCIÓN 23

Aplicación al hombre de los datos experimentales obtenidos en los animales.

Si los conocimientos obtenidos en los animales superiores relativos a las funciones del corazón, estómago y de los demás órganos, tan semejantes a los del hombre, sólo se deben aplicar a éste con precaución, confirmando constantemente la analogía efectiva de la actividad de dichos órganos entre los animales y el hombre, qué cuidado más intenso no será necesario desplegar para el traspaso al hombre de los conocimientos exactos científico-naturales de la más elevada actividad nerviosa, obtenidos por primera vez sobre los animales, desde el momento en que, precisamente por esta actividad, se destaca el hombre de modo tan sorprendente de los demás animales, se coloca a una altura tan inconmensurable sobre todo el mundo de los seres vivos que le rodean. Sería una gran ligereza considerar estos primeros pasos en el estudio de la fisiología de la corteza cerebral como capaces de resolver los problemas intrincados de la alta actividad psíquica del hombre, cuando de hecho, en el momento actual, no es posible aplicar, sin más ni más, los resultados obtenidos en los animales al hombre.

No obstante, considerando que la alta actividad nerviosa de la corteza cerebral, indudablemente reposa sobre los mismos fundamentos en el hombre y en los animales superiores, es posible pasar al hombre algunos de los resultados muy generales obtenidos en los animales. En lo sucesivo se puede esperar que un completo y detallado conocimiento de los hechos elementales de esta actividad pueda ser obtenida, tanto por lo que se refiere a los estados normales como a los estados patológicos. La semejanza entre las manifestaciones de esta actividad en el hombre y en los animales es más clara en condiciones normales, y por este motivo me detendré en

ello sólo de un modo breve, estudiando con más detalle ciertos hechos patológicos.

Es claro que las diferentes clases de hábitos basados en la disciplina, aprendizaje y educación, no son más sino una larga cadena de reflejos condicionados. De todos es sabido cómo las asociaciones establecidas entre ciertos estímulos definidos y sus respuestas se reproducen automáticamente, y muchas veces aun en contra de nuestra voluntad. Por ejemplo: en ciertos juegos de destreza la dificultad estriba en abolir todos los movimientos superfluos y sólo ejercitar los movimientos necesarios, siendo igualmente difícil vencer los reflejos negativos establecidos; esto es, la inhibición. Igualmente la experiencia nos ha enseñado que la resolución de problemas difíciles de cualquier género se alcanza sólo con un ejercicio gradual y paulatino. Nosotros conocemos también cómo los diferentes extraestímulos inhiben y perturban la actividad diaria bien establecida y cómo un cambio en un orden preestablecido disloca y hace difícil nuestros movimientos y todas las actividades de nuestra vida. También sabemos cómo los estímulos débiles y monótonos propenden a la somnolencia, y muy a menudo conducen al sueño. Por último, también son bien conocidos de todos, los diversos casos de vigilia parcial en un sueño corriente, como, por ejemplo, en el caso de la madre que duerme cuidando al hijo enfermo y otros por el estilo. Todos estos fenómenos son análogos a los que hemos descrito en las lecciones precedentes referentes a los animales, y no nos detendremos más sobre ello. El estudio de los casos patológicos, sin embargo, será mucho más instructivo.

La medicina contemporánea distingue las perturbaciones nerviosas y las perturbaciones psíquicas; es decir, las neurosis y las psicosis; pero, en realidad, esta distinción es arbitraria. No existe línea de demarcación definida entre estos dos grupos, y no es posible imaginar una desviación de la alta actividad nerviosa sin una perturbación funcional o estructural de la corteza cerebral. La distinción entre afecciones nerviosas y psíquicas está hecha sobre la base de una mayor o menor complejidad y sutileza en la perturbación de la actividad nerviosa. Nuestros experimentos demuestran definitivamente la validez de tal distinción.

En tanto nosotros tratemos con animales, en los que la perturbación patológica resulta de interferencias funcionales, incluyendo violentos cambios en las condiciones de vida (tales como las del

perro en que se experimentó en el caso de la gran inundación en Petrogrado), o debidas a pequeñas operaciones sobre la corteza, nosotros podemos colocar el mecanismo de estas perturbaciones más o menos satisfactoriamente en el término de neurofisiología. Tales perturbaciones pueden clasificarse con el nombre de *neurosis*. Pero si las perturbaciones son el resultado de la extirpación o destrucción de una gran parte de la corteza, nosotros encontraremos una gran dificultad al profundizar en el mecanismo de la perturbación resultante en la actividad nerviosa, y nosotros habremos de contentarnos con suposiciones que hasta ahora quedan por comprobar. Tales perturbaciones las clasificaremos como *psicosis*. Claramente esta diferencia en nuestra actitud es debida enteramente a la mayor complejidad de la perturbación en este último caso y a lo poco adecuado del análisis fisiológico actual para su estudio. Sin entrar ahora en conjeturas sobre la vida interna de nuestros animales, nosotros consideraremos ambos casos: el primero, como perturbaciones simples en la actividad cortical normal, y como perturbaciones más extensas y más profundas, en el último caso.

Dos condiciones pueden producir perturbaciones patológicas en el perro por lesión funcional: la primera, el encuentro agudo de procesos inhibidores y excitadores, y la segunda, la influencia de estímulos muy intensos. Precisamente en el hombre causas semejantes son las que producen las perturbaciones nerviosas y psíquicas. Condiciones diferentes productoras de excitación, tales como pesares intensos y penas de todas clases, conducen, cuando al mismo tiempo nos vemos forzados a reprimir las reacciones naturales, a una profunda y prolongada pérdida del equilibrio en la actividad nerviosa y psíquica. Así también las neurosis y las psicosis pueden desenvolverse como un resultado de estímulos diferentes poderosos, como, por ejemplo, el peligro a que pueden estar sometidos nuestros seres queridos, o bien el espectáculo de sucesos que produzcan espanto, aun cuando directamente no nos afecten. Al mismo tiempo sabemos que la misma influencia puede producir una profunda perturbación en algunos individuos y no dejar la menor huella en otros, según el poder de resistencia del sistema nervioso en cada caso. Exactamente la misma diferencia se observa también en perros que demuestran una gran variación en lo que se refiere a la producción de perturbaciones patológicas.

Nosotros tuvimos perros en los que uno de los métodos más

eficaces para provocar perturbaciones nerviosas, como, por ejemplo, la transición rápida y directa de un estímulo inhibidor en un excitador sobre el mismo lugar de la piel, no logró producir el más ligero efecto, ni aun después de haber sido repetido durante un buen número de días. En otros la perturbación tuvo lugar eventualmente después de muchas repeticiones, mientras que en otros se lograron estas perturbaciones sólo por la simple yuxtaposición de los estímulos. De la misma manera la gran inundación mencionada anteriormente produjo efecto sólo en algunos perros, particularmente en aquellos de un tipo fácilmente sensible a la inhibición.

Se ha visto que los métodos anteriormente mencionados pueden conducir a diferentes formas de perturbación, dependientes del tipo del sistema nervioso del animal. En perros con sistema nervioso muy resistente predominan los fenómenos de excitación, mientras que en los perros de tipo opuesto predominan los fenómenos de inhibición. Yo considero que en cuanto puede ser juzgado sobre la base de la observación casual, estas dos variaciones de las perturbaciones patológicas de la actividad cortical en los animales son comparables a las dos formas de neurosis en el hombre que correspondían en la antigua terminología a los términos neurastenia e histeria, el primero con exageración de la excitación y debilitación del proceso inhibidor, y el segundo, con predominio del inhibidor y debilidad del proceso excitador.

Existe un serio fundamento para considerar el primer tipo como teniendo un sistema nervioso más resistente, capaz en algunas ocasiones, de realizar un amplio trabajo, mientras que las personas del segundo tipo son débiles e incapaces de adaptarse a las condiciones ordinarias de la vida. Las personas del primer tipo, pasan también por períodos de debilidad, y esto puede ser fácilmente comprendido, teniendo en cuenta que la mayor parte de los individuos están continuamente excitados y sometidos a una gran actividad nerviosa, y, por lo tanto, el sistema nervioso está agotado. Este tipo puede ser considerado como teniendo períodos mayores entre las fases de actividad del sistema nervioso, si lo comparamos con los individuos sanos, siendo en estos enfermos mucho más acentuados los períodos de excitación y de inhibición. Que los individuos del segundo tipo muestren a veces violentos ataques de excitación, esto no implica nada para juzgar de la potencialidad de su sistema nervioso; su excitación es puramente mecánica. En las

observaciones hechas sobre perros, hemos obtenido algunas indicaciones en cuanto al origen y carácter de esta excitacion.

Nosotros tenemos un perro (experimentos del Dr. Frolof) de un tipo muy inhibidor, o dicho en un lenguaje corriente, un animal miedoso y obediente en el más alto grado. Este animal sirvió para experimentos sobre secreción gástrica, y en el curso de los experimentos permaneció muchas veces durante horas en la mesa de operaciones. Nunca se durmió sobre la mesa, y permaneció siempre muy tranquilo y en una postura muy conveniente, sin apenas moverse de su sitio. Este estado del animal no era un estado semicataléptico, pues invariablemente respondía cuando se le llamaba por su nombre. Pero en el momento en que se le libraba de las ligaduras, entraba en un estado increible de excitación, aullando y revolviéndose de manera tan enérgica, que a veces lograba derribar la mesita de operaciones. Y este estado de excitación era imposible de suspender ni con gritos ni con golpes, encontrándose el perro en un estado completamente desconocido. Esta excitación no era originada por las sensaciones que acompañan a la micción ni a la defecación.

Bastaba un paseo de algunos minutos por el patio, para que el animal se tranquilizara, y sin que nadie le dijera nada, el animal entraba en la sala de experimentos, saltaba sobre la mesa y volvía a permanecer inmóvil. Esta misma conducta fué observada en otros perros, aun cuando no en la forma tan exagerada que en éste.

Estos breves ataques de excitación, pueden ser considerados posiblemente como una breve explosión de la inducción positiva que sigue a una inhibición prolongada e intensa. Una explicación semejante puede ser también aplicada a las fases de excitación en las neurosis de segundo tipo, en las que prevalece una tendencia inhibidora. Pero, probablemente, la participación de otras causas ha podido ser demostrada con otro de nuestros perros en los experimentos del Dr. Podkopaef. Se trataba de un animal tranquilo y equilibrado, de pocos movimientos, por sí mismo nunca saltaba a la mesa de operaciones, pero en ella se mantenía inmóvil, y de ningún modo se movía, y sus reflejos condicionados positivos y negativos eran constantes y exactos.

Este perro tenía diferentes reflejos condicionados a estímulos de diferentes lugares de la piel de un lado del cuerpo, siendo el estímulo de un lugar definido de la pata posterior un estímulo alimen-

ticio positivo, y todos los demás negativos. Todos estos reflejos se desarrollaron rápidamente y de un modo muy preciso.

Durante la aplicación del estímuto táctil, el animal siempre permanecía quieto, no haciendo ningún movimiento local ni general; incluso la reacción alimenticia positivo motora, fué muy débil, y tomaba muy lentamente la comida. El desarrollo de los reflejos negativos, comenzó en la pata anterior, en un lugar muy apartado del lugar positivo, De pronto el estímulo de la pata anterior fué acompañado por una reacción motora en forma de una contracción brusca de la extremidad excitada. A veces las sacudidas toman el ritmo del estímulo táctil. Tales reacciones motoras, comienzan ahora a aparecer por estimulación sucesiva de otros lugares inhibidores cada vez más próximos al lugar de significación positiva; la reacción se hace más vigorosa, más extensa, y alcanza a todas las extremidades. La cabeza y el cuello, sin embargo, permanecieron inmóviles, sin participar en la actividad de las extremidades. La secreción salival fué ausente. Cuando, a pesar de todo, el lugar de la cadera más próximo al sitio positivo se hizo también positivo, la reacción motora al estímulo en este lugar se desvaneció enteramento. Lo mismo sucedió también para la reacción motora de otros lugares, cuando ellos fueron transformados de negativos en positivos, con la excepción sólo de dos de los lugares más remotos, que aun cuando adquirieron efectos secretorios positivos, continuaron provocando la reacción motora local en una forma mucho más débil. El hecho de que este fenómeno haga su aparición, no durante el establecimiento, sino después del desarrollo completo de la diferenciación, esto y su forma localizada hace probable que esta perturbación fuera de origen espinal, debida a una desconexión funcional parcial del analizador cutáneo cortical de los centros más bajos. Una explicación semejante en casos análogos en el hombre.

Hay en nuestro material un cierto número de observaciones que responden más o menos a formas bien conocidas de perturbación nerviosa en el hombre. Yo debo recordar el perro de los experimentos del Dr. Rickman, que caía en un estado en el que no resistía ningún estímulo condicionado fuerte, pues inmediatamente entraba en un estado de inhibición, y, por lo tanto, en este perro la actividad condicionada sólo se manifestaba utilizando estímulos muy débiles. Es permitido trazar un paralelo en lo que se refiere al mecanismo entre el caso de este perro y el del sueño prolongado ob-

servado en pacientes humanos, como por ejemplo, el de la muchacha descrita por PIERRE JANET, y el de un adulto que fué observado en uno de los asilos de Petrogrado. Los pacientes en ambos casos parecían vivir en sueño continuo, sin ninguna clase de movimientos, y había que alimentarlos artificialmente y mantenerlos con la debida limpieza. Sólo por la noche, cuando se aquietaba la vida diaria con sus variables y enérgicas excitaciones, se presentaba para ellos alguna vez la posibilidad de alguna actividad. La paciente de PIERRE JANET comía alguna vez, y hasta escribía por la noche, y del enfermo ruso se sabe que en alguna ocasión se levantaba por la noche. Cuando este enfermo, después de un sueño de casi veinte años, a la edad de sesenta empezó a librarse de él y pudo hablar, declaró que con frecuencia, y en aquel estado, oía y veía lo que pasaba a su alrededor, pero no tenía fuerza para hacer ningún movimiento ni para pronunciar ninguna palabra. En ambos casos, resulta claro que se presentó una extrema debilitación del sistema nervioso, especialmente de la corteza que conducía, por la influencia de los estímulos externos, al desarrollo de una inhibición completa, esto es, al sueño.

En aquel mismo perro hemos observado también otros síntomas que, a nuestro entender, también se presentan no rara vez en la casuística neuropatológica de la especie humana. Este animal tenía una lesión crónica funcional localizada en el analizador acústico da la corteza, de tal manera, que cualquier estímulo de esa parte del analizador conducía a la inhibición de toda la corteza cerebral. Sabemos de muchos estados del sistema nervioso en el hombre, en los que una actividad normal perfecta, sólo puede ser mantenida en tanto cuanto el sujeto no es afectado por alguno de aquellos componentes del estímulo que origina la perturbación nerviosa.

Finalmente, será necesario recordar aquí el caso expuesto en la lección 19, de la ilusión visual periódica de uno de nuestros perros. Esta ilusión tenía su base, indudablemente, en una distorsión del efecto sobre la corteza del estímulo visual externo por estímulos locales internos originarios de la cicatriz operatoria. Del mismo modo podrían explicarse algunos casos de ilusión en el hombre bajo estímulos corticales de origen local interno.

Si bien nuestras investigaciones abundan en casos de perturbaciones patológicas, que son comparables a las observadas en el hombre, no es justificado, sin embargo, extender la comparación

más allá del límite de estas observaciones; pero ellas demuestran que no es injustificado el hacer ciertas comparaciones de orden general. Estas comparaciones también son justificadas en lo que se refiere a las medidas terapéuticas de orden general y farmacológico. Como ya se ha dicho, el descanso, la interrupción de los experimentos ayudaban en muchos casos a la restauración de las condiciones normales. Podemos, sin embargo, describir muchos detalles interesantes.

Uno de nuestros perros fué llevado a un estado de excitación extrema por el choque de procesos de naturaleza inhibidora y excitadora (experimentos del Dr. Petrof). Todas las formas de inhibición fueron perturbadas, y todos los estímulos condicionados negativos, adquirieron propiedades positivas. Con la aplicación de cualquier estímulo condicionado, ya positivo o ya negativo, el animal entraba en un estado pronunciado de excitación que iba acompañado de una gran disnea. La supresión de los reflejos condicionados negativos, no alteró en nada el estado del animal. La disnea continuaba y los reflejos positivos permanecían excesivos. Entonces se decidió utilizar sólo aquellos estímulos positivos que son fisiológicamente débiles, esto es, los táctiles y los visuales, y el resultado favorable se manifestó prontamente.

El animal se tranquilizó, desapareció la disnea y la intensidad del efecto de segregación de la saliva se hizo normal. Pasado algún tiempo fué posible introducir gradualmente los excitadores positivos enérgicos sin que se modificase el resultado favorable del tratamiento. Además, después de algunos días, apareció nuevamente y en pleno vigor una diferenciación preestablecida al estímulo táctil, según el lugar, y sin provocar ningún signo de excitación por parte del animal. Este es un caso instructivo que demuestra cómo una disminución en la intensidad del estímulo que afecta a los hemisferios, conduce a una disminución de la excitabilidad excesiva de los elementos corticales. En el curso del tratamiento de las afecciones neurológicas en el hombre, se adoptan ampliamente medidas terapéuticas semejantes.

Describiré también otro caso que parece muy instructivo desde el punto de vista de la terapéutica. Se refiere a un perro que presentaba reacciones completamente extraordinarias, y desde luego, anormales, con la excitación mecánica de la piel, reacciones que ofrecen el carácter de las excitaciones enérgicas de los hemisferios

cerebrales (experimentos del Dr. PROLOCOF). La excitación mecánica corriente de la piel en la cadera, daba lugar a que el perro empezara a retroceder, sacudiendo la cabeza hacia arriba de un modo especial, aullando lastimosamente y bostezando alguna vez. En el momento de la administración de comida, y mientras el perro estaba comiendo la reacción desaparecía. Contrariamente a lo que era de esperar, la presencia de esta reacción no impedía el desarrollo de reflejos condicionados al estímulo táctil, un fenómeno que corrientemente ocurre con la presencia de algunas reacciones motoras extrañas en los animales, como la retracción de las extremidades correspondientes, o la contracción local del músculo platysma.

En el caso que discutimos, sin embargo, se desarrolló muy prontamente un reflejo condicionado, y que fué enteramente excepcional; este reflejo condicionado salival cutáneo táctil, fué más intenso que los reflejos a estímulos auditivos más poderosos. Exactamente lo mismo que la reacción motora alimenticia, que de ordinario reemplazaba a la reacción especial peculiar hacia mitad del plazo de acción aislada de la excitación condicionada mecánica de la piel, se intensificaba bruscamente en relación a como era con los demás excitadores.

Además, el período ordinario de excitación alimenticia, observado como un post-efecto que sigue al refuerzo con comida, fué más intenso y más prolongado en el caso del estímulo cutáneo táctil. En los experimentos en los que el estímulo táctil fué utilizado, el perro mostró signos de una excitación general. Al menor ruido que viniese de detrás de la puerta en que se encontraba el operador, el perro reaccionaba con el complejo de los movimientos especialmente enumerados. El estímulo cutáneo táctil en este perro conducía a una excitación vigorosa y amplia en la corteza cerebral, cuya naturaleza permanece, sin embargo, desconocida.

Contra un carácter sexual de este fenómeno se pronuncia la ausencia de erección. Entonces pensamos en esta hipótesis: ¿No sería esto un efecto análogo al del cosquilleo? En todo caso era un fenómeno nervioso extraordinario y anormal, y nos decidimos a vencerlo. Para este fin nosotros comenzamos a desarrollar la inhibición interna en forma de diferenciación de estímulos táctiles, según su lugar de aplicación. Debido a la generalización inicial, la aplicación del estímulo táctil al brazuelo dió una inhibición condicionada, que fué acompañada por una reacción motora especial.

La repetición del estímulo sin refuerzo dió lugar a la desaparición de los componentes motor y salival del reflejo condicionado (ocho repeticiones), y esto fué seguido por la desaparición de la reacción motora especial (40 repeticiones).

El estímulo del lugar de la pata continuó evocando la reacción motora especial, y la reacción motora alimenticia. Ahora se trató de desarrollar una diferenciación al estímulo de un lugar de la piel del lado del animal que correspondía a la pata estimulada. Se repitió exactamente lo mismo que sucedió con la excitación en el brazuelo, pero la excitación especial en la cadera no disminuyó.

Por último, se elaboró un diferenciación en la pata trasera, y esta vez la reacción motriz especial, debida a la excitación de la cadera, empezó a debilitarse, y al fin, desapareció por completo. Al mismo tiempo, la intensidad del reflejo salival al estímulo táctil tomó su posición usual en la serie de los reflejos condicionados en lo que se refiere a la intensidad relativa de los estímulos que lo producen, pasando de su lugar predominante a una posición más baja, los reflejos condicionados a los estímulos auditivos. De esta manera nosotros vemos que el desarrollo de varias zonas inhibidoras en la parte cortical del analizador cutáneo hace cesar el reflejo cutáneo especial, y al mismo tiempo preserva, e incluso hace normal el reflejo alimenticio condicionado cutáneo.

Este ejemplo y otras observaciones sugieren la idea de que un desarrollo gradual de la inhibición interna en la corteza puede ser utilizada para el restablecimiento del equilibrio de las condiciones normales en el caso de un sistema nervioso desequilibrado. Este método fué utilizado en un perro descrito en la lección 18, que tenía una lesión funcional, estrechamente localizada, del analizador acústico. Teniendo en cuenta que esta región estaba relacionada con el sonido del metrónomo, nosotros resolvimos desarrollar una inhibición diferencial de otros estímulos auditivos referidos a zonas normales del analizador acústico. Nosotros esperamos que la irradiación de la inhibición al punto lesionado tuviese un efecto beneficioso, restaurando en este punto la excitabilidad y la actividad normales. No sé si medidas semejantes son utilizadas en la terapéutica nerviosa humana, si es que no contamos como tales los métodos generales sedantes, como los baños templados.

Nosotros nos ocuparemos ahora de ciertos estados del sistema nervioso de nuestros perros, en parte normales, y en parte patoló-

gicos, que, en analogía a sus correspondientes estados en el hombre, podrán ser descritos como psicopatológicos. Éstos son los estados hipnóticos diferentes, tales como la fase de transición entre los estados de vigilia y sueño y el reflejo pasivo de defensa. Nosotros hemos visto en la lección 16, que la transición en los animales del estado de vigilia al estado del sueño, está basado en el desarrollo de procesos inhibitorios en el cerebro, que, bajo la influencia de estímulos definidos, son iniciados en la corteza, y alcanzando diferentes grados de intensidad y extensilidad durante las fases diferentes del desarrollo del sueño. Indudablemente, las observaciones hechas sobre animales permiten, en parte, una interpretación fisiológica de los aspectos fundamentales del hipnotismo en el hombre.

Nosotros consideraremos primero las condiciones bajo las que se desarrolla el estado hipnótico. En los animales, como ya sabemos, este estado aparece como el resultado de estímulos monótonos de una intensidad media o pequeña, repetidos por largo tiempo, más o menos gradualmente, mientras que en el caso de estímulos de gran intensidad, aparece prontamente una forma de hipnotismo, que ha sido conocida durante largo tiempo. Los estímulos que directamente inician estos estados débiles e intensos, pueden también ser señalados por otros estímulos, que tienen propiedades condicionadas en relación a los primeros. A este respecto, el modo especial de formación de reflejos condicionados descritos en la lección 6.ª, deberán ser recordados, y en los que los estímulos centrales repetidos varias veces en combinación con los estímulos inhibidores preestablecidos, adquirieron propiedades inhibitorias de ellos (experimentos del Dr. Volborth).

El método de hipnotización del hombre sigue condiciones enteramente análogas a las de los animales. El método clásico llamado de los pases, consistía en excitaciones táctiles, débiles, monótonas, repetidas, lo mismo exactamente que en nuestros animales. El método actual consiste en la repetición de algunas palabras articuladas, de una forma monótona y con un tono débil de voz, y que describen los actos fisiológicos del estado de sueño. Tales palabras representan estímulos condicionados que se asocian al estado de sueño. Así, aquellos estímulos que han coincidido varias veces con el estado de sueño, pueden ahora, por sí mismos, iniciar ese estado o el hipnótico. El mecanismo es análogo a los reflejos concatenados inhibidores, semejantes a los reflejos concatenados condicionados po-

sitivos; esto es, reflejos de diferente orden, que han sido descritos en la lección 5.ª (experimentos del Dr. Volborth). Finalmente, la hipnosis, en el caso de la histeria (en el sentido de Charcot), puede ser obtenida por la aplicación de estímulos de intensidad insospechada, como el antiguo método de hipnosis en los animales. Es claro que a este respecto, estímulos débiles fisiológicos pueden actuar de la misma manera, si, debido a una coincidencia del tiempo, han adquirido propiedades *señales* en relación a otros intensos. La mayor parte de los procedimientos que producen la hipnosis, se hacen cada vez más efectivos cuanto más veces son repetidos.

Una de las primeras expresiones de la hipnosis en el hombre, es la pérdida de los llamados movimientos voluntarios, y el desarrollo de un estado cataléptico; esto es, el mantenimiento por diferentes partes del cuerpo, de la posición dada a ellas por la fuerza externa. Esto puede ser considerado como una inhibición aislada del analizador motor que no ha descendido a los centros motores subcorticales. Otras zonas de la corteza pueden continuar funcionando normalmente.

Un hombre en estado de hipnosis puede comprender lo que se le dice, conocer la posición que se ha dado a su cuerpo e intentar cambiarla, pero es incapaz de lograrlo. Estos signos exteriores del estado hipnótico son semejantes en el hombre y en los animales.

Se ha descrito ya en la lección 16, cómo algunos animales conservan su estado de alerta, pero todos los reflejos condicionados han desaparecido; un caso claro de inhibición de la corteza por entero, sin descender a la inhibición de regiones subcorticales. Otros perros continúan reaccionando a todos los estímulos condicionados por componentes secretorios del reflejo solamente, no mostrando reacciones motoras y no tocando la comida; claramente, un caso de inhibición aislada del analizador motor.

Finalmente, en los animales hipnotizados por el antiguo método, se puede observar a menudo que el cuerpo y las extremidades permanecen inmóviles, mientras que el animal continúa con los ojos mirando, y acepta la comida que se le ofrece. Esto es claramente un caso de inhibición, todavía más localizada del analizador motor. Los reflejos tónicos locales que se ven en el hombre y en los animales en tales casos, son explicables, si nosotros suponemos la inhibición completa del analizador motor de la corteza cerebral.

Cuando se trate de formas más complicadas del estado hipnó-

tico, es evidente, por muchas razones, que existe una gran dificultad en trazar un paralelo entre el hombre y los animales. Nosotros conocemos sólo unas pocas fases del estado hipnótico, especialmente en lo que se refiere a su intensidad relativa, y no tenemos idea de las consecuencias de su desarrollo. Nosotros no estamos familiarizados con las maneras cómo estas fases se manifiestan por sí mismas bajo condiciones naturales de la vida en los animales, desde que las fases de transición fueron observadas, no en la naturaleza individual y social debida, sino en una escena más restringida: la del laboratorio y las circunstancias que le rodean. En el hombre, sin embargo, nosotros estamos más familiarizados con estos fenómenos bajo condiciones más normales de vida, y podemos provocarlas e investigarlas con la ayuda del lenguaje.

Debido a la extraordinaria complejidad de la conducta del hombre, en comparación con la de los animales, estos últimos no mostrarán algunas de las fases del estado hipnótico, vistas en el hombre. Por consiguiente, sólo aquellos resultados de naturaleza elemental, que nosotros recogemos en los animales, pueden ser utilizados para intentar una interpretación fisiológica de las diferentes fases hipnóticas en el hombre. Consideremos el automatismo de los hipnotizados, cuando reproducen estereotípicamente lo que hace ante ellos el hipnotizador, o cuando ejecutan con exactitud el movimiento de una marcha por caminos complicados o difíciles. Claramente, nosotros nos encontramos aquí con un cierto grado de inhibición de algunas partes de la corteza; un estado en el que las formas más complicadas de actividad normal son excluídas y reemplazadas por respuestas a estímulos inmediatos. Esta inhibición parcial permite, o incluso favorece, el establecimiento y refuerzo de las conexiones fisiológicas entre ciertos estímulos y ciertas actividades. De esta manera, en la hipnosis, todas las actividades están basadas en la imitación, con cuyo auxilio se ha formado en todos nosotros y se ha elaborado, desde la infancia, nuestra complicada conducta individual y social. De igual manera, algunos cambios en la circunstancia de alrededor, que en los primeros días habían provocado repetidamente ciertos movimientos, afectando ciertos analizadores, en la hipnosis da sin falta, y de una manera estereotípica, la antigua respuesta.

Es un hecho corriente que, cuando estamos preocupados de un modo predominante con alguna actividad, podemos realizar simul-

táneamente otra que ya ha sido ampliamente practicada; esto es, que aquellas partes de la corteza que participaban en la antigua actividad, si bien en un estado de inhibición parcial, a causa de la inducción negativa, continúan todavía en su función de una manera normal. Que esta interpretación está algo cerca de la verdad, me convenzo ahora por mí mismo, observando la disminución en la forma de reaccionar de mi cerebro, debido a mi edad avanzada, pues con el tiempo yo pierdo progresivamente la facultad de ocuparme de un asunto cuando lo hago al mismo tiempo de otro. Aparentemente, la excitación concentrada de algún punto definido de la corteza, induce, debido a la excitabilidad disminuída de la misma, a una tan intensa inhibición del resto de la corteza que, aun estímulos condicionados de reflejos firmemente establecidos de antiguo, están ahora por bajo del umbral de la excitación. La fase descrita anteriormente de hipnosis en el hombre, puede, quizá, ser comparada con la que yo he llamado fase narcótica de transición en los perros, cuando reflejos antiguos e intensos persisten, mientras que los más recientes desaparecen.

Entre los varios aspectos del estado hipnótico del hombre, llama la atención el llamado *sugestión* en su interpretación fisiológica. Indudablemente, para el hombre, la palabra proporciona estímulos condicionados, que son, en realidad, semejantes a cualquiera otro estímulo, Además, la palabra proporciona estímulos que exceden en riqueza y delicadeza a todos los demás, no permitiendo una comparación, ni cualitativa ni cuantitativa con los estímulos condicionados que son posibles en los animales. La palabra, gracias a la rica experiencia del hombre adulto, está ligada con todas las excitaciones internas y externas que llegan a la corteza cerebral, siendo la señal de todas y reemplazándolas, y por esta razón puede provocar en el organismo todas las acciones y todas las reacciones de aquellas excitaciones. Nosotros podemos considerar, por consiguiente, la sugestión como la forma más simple de los reflejos condicionados típicos en el hombre.

La orden del que hipnotiza, en correspondencia con la ley general, concentra la excitación en la corteza del sujeto (que es una condición de la inhibición parcial) en alguna región definida y pequeña, y, al mismo tiempo, intensifica (por inducción negativa) la inhibición en el resto de la corteza, anulando así todos los efectos competidores de estímulos contemporáneos y las huellas dejadas

por otros recibidos previamente. De aquí la gran fuerza, casi incontrastable de la sugestión como excitador, durante la hipnosis y hasta después de ella. La orden retiene su efecto después de la terminación de la hipnosis, permaneciendo independiente de otros estímulos, siendo, por decirlo así, impermeable a ellos, desde el momento en que a la introducción primaria del estímulo en la corteza, se previno el establecimiento de ninguna otra conexión con el resto de la corteza cerebral.

El gran número de estímulos que la palabra puede reemplazar, explica el hecho de que nosotros podamos sugerir a un sujeto hipnotizado las más diferentes actividades, y podamos influir directamente sobre la funcionalidad de su cerebro. Se podría preguntar de dónde procede una fuerza semejante de la sugestión, en comparación con los sueños que, en su mayor parte, se olvidan, y sólo rara vez tienen alguna significación vital. En realidad, el sueño es una excitación, debida a la huella dejada por antiguos estímulos, mientras que la sugestión es un estímulo poderoso e inmediato. Además, la hipnosis depende de una intensidad menor de inhibición que el sueño. La sugestión, por consiguiente, es doblemente efectiva.

Todavía más; la sugestión, como un estímulo es breve, aislada y completa, y, por consiguiente, vigorosa, mientras que los sueños son, en general, cadenas de varias, inconscientes y antagónicas huellas de estímulo. El hecho de que es posible sugerir a un sujeto hipnotizado cosas contradictorias y provocar reacciones contrarias a las que debieran dar las excitaciones, como, por ejemplo, un sabor dulce provocado por uno amargo, excitaciones ópticas extrañas, en vez de las ordinarias, etc., etc., pueden ser comparadas con el hecho observado en la fase paradójica en el perro que, a débiles estímulos, manifiesta grandes reacciones.

El estímulo real de una sustancia dulce, transmitido directamente a las correspondientes células corticales, debería ser mayor que su sustituto la palabra amargo, que va de las células auditivas al analizador químico del gusto para el amargo; pues, precisamente, un estímulo condicionado de primer orden, es siempre mayor que uno de segundo. La significación de la fase paradójica no está limitada a los estados patológicos, tales como los que han sido previamente observados, y es muy probable que juegue un importante papel en el hombre normal, quien, a menudo, es más influenciado por la palabra que por los hechos actuales y reales que le

rodean. Yo espero que llegaremos a ser aptos para sugestionar a los animales, lo mismo que al hombre en estado hipnótico.

El hecho de que ciertas fases del estado hipnótico del hombre permanecen más o menos estacionarias, se observa también en el perro. De modo semejante, bajo ciertas condiciones y en dependencia de estados individuales del sistema nervioso, el estado hipnótico en el hombre, como en los animales, pasa más o menos prontamente al estado de sueño.

El reflejo de defensa pasivo está en una conexión definida con el estado hipnótico. Como yo ya he visto previamente, la forma antigua de hipnosis en los animales, puede ser considerada, con razón, como una reacción de autopreservación pasiva, teniendo lugar cuando el animal se halla frente a estímulos externos extraordinariamente poderosos, y consistiendo en una inmovilización más o menos profunda del animal por medio de una inhibición, comenzando en las células corticales representativas de los músculos esqueléticos (analizador motor). Este reflejo fué observado, a menudo en nuestros animales experimentales, en diferentes grados de intensidad y en diferentes formas; pero manteniendo siempre su carácter fundamental inhibidor. Las variaciones consistían en una disminución menor o mayor del movimiento y en un estado de alerta menor o mayor, o en la desaparición de los reflejos condicionados. El reflejo pasivo de defensa fué evocado, ordinariamente, por un estímulo externo poderoso, pero poco familiar.

La intensidad relativa de un estímulo dependerá del estado del sistema nervioso, de sus propiedades inherentes, del estado de salud o enfermedad y de los diferentes períodos de la vida. Animales que han sido empleados muchas veces frente a un amplio auditorio, permanecen completamente normales en esas condiciones, mientras que aquellos que han sido expuestos por primera vez, entran en un estado de potente inhibición. El perro excepcional descrito anteriormente, se condujo frente a cambios muy pequeños de las circunstancias que le rodeaban, como frente a estímulos poderosos, y sus actividades se inhibían de un modo muy pronunciado. Finalmente, otros perros se inhibían fácilmente, pero sólo en fases definidas de hipnosis.

El siguiente caso es muy notable. El perro que bajo las condiciones de nuestros experimentos permanecía completamente alerta, aceptaba la comida después de los estímulos condicionados y la

comía con avidez. Repetidas aplicaciones de estímulos condicionados débiles indujeron al animal a un cierto estado de hipnosis que prontamente le llevó a un estado de inmovilidad completa.

Cuando aplicábamos de nuevo un fuerte estímulo condicionado, el animal giraba la cabeza, primeramente en la dirección en que administrábamos la comida, pero no llegaba a tocarla. A un observador casual el animal parecería temeroso. Ahora se aplica de nuevo un estímulo condicionado débil, y el animal se acerca inmediatamente a la comida y la toma. Al desaparecer el estado hipnótico, todos los estímulos condicionados ofrecían sus efectos normales. Claramente en la fase especial de hipnosis del animal los estímulos antiguos corrientes producían el efecto de los fuertes, provocando un reflejo inhibidor. En nuestro perro, *el sabio*, excesivamente inhibidor, tan pronto como elevamos el grado de excitabilidad de la corteza por el método especial ya descrito, se observó una debilitación considerable de los reflejos pasivos de autopreservación.

En todos estos casos que acabamos de describir, lo que es más llamativo es la postura extremadamente característica pasiva de autoprotección del animal. Cuando todos estos experimentos se realizan ante nosotros uno tras otro y año tras año, es imposible no llegar a la conclusión de que al menos en la mayor parte de los casos, lo que se conoce en psicología con el nombre de miedo, temor o cobardía, tiene por *substratum* fisiológico el estado de inhibición del sistema nervioso, variable en intensidad, y, por lo tanto, produciendo intensidades diferentes del reflejo pasivo de autoprotección. Al desarrollar estas concepciones parece plenamente justificado considerar el delirio de persecución y las fobias como síntomas naturales de inhibición de un sistema nervioso debilitado en términos patológicos. Existen, además, ciertas formas de miedo y cobardía como la huída y el pánico, y ciertas aptitudes de servilismo, que aparentemente no se conforman con la idea del proceso inhibidor que tenga un aspecto más o menos activo. Estos tipos deben ser sujetos al análisis experimental, pero quizá no sea equivocado considerarlos provisionalmente como desenvolviéndose en cooperación, y como un resultado de inhibición de la corteza cerebral. Poseemos algunas observaciones que se conforman con este punto de vista.

Nosotros debemos volver ahora, aunque brevemente, sobre los

experimentos descritos al final de la lección precedente. Si al repetir estos experimentos y modificarlos convenientemente encontramos una confirmación de lo que acabamos de decir, entonces quizá por su mediación podremos hacer alguna luz en los oscuros fenómenos de nuestro mundo subjetivo, por lo que se refiere a la relación entre lo consciente y lo inconsciente. Estos experimentos demostrarían que una función cortical, tan importante como la síntesis, puede realizarse también, en las porciones de los hemisferios cerebrales que se encuentran sometidas a un cierto grado de inhibición bajo la influencia de una enérgica excitación que domine a la corteza cerebral en el momento dado. Si bien la actual actividad sintetizante puede no penetrar en nuestro campo de conciencia, la síntesis, sin embargo, puede tener lugar, y bajo favorables condiciones, puede entrar en el campo de la conciencia como un eslabón ya formado, pareciéndose al originado espontáneamente.

Al concluir estas series de lecciones yo deseo repetir que todos los experimentos, tanto los de otros colaboradores como los nuestros, han tenido por objeto una interpretación puramente fisiológica de la actividad de la parte más elevada del sistema nervioso central. Yo los considero como de una naturaleza puramente preliminar, que, según mi profunda convicción, se duplica, sin embargo, por sí misma. Tenemos un perfecto derecho para decir que la investigación del campo tan extraordinariamente complejo que representa la alta actividad nerviosa, ha seguido con estos experimentos su verdadera dirección, y que es de esperar que siguiendo este camino, tarde o temprano, se alcance un éxito indiscutible. Por lo que a nosotros respecta, podemos afirmar que ahora nos encontramos ante un número de problemas mucho mayor que anteriormente, pues al principio nos hemos visto forzados a simplificar y esquematizar artificiosamente la materia. Actualmente, habiendo adquirido algún conocimiento de los principios generales, nos encontramos rodeados por una serie de particularidades que necesitan una ulterior investigación y determinación.

BIBLIOGRAFÍA

ANDREEV, A. A. — La teoría de la resonancia de Helmholtz a la luz de las nuevas observaciones sobre la función de las terminaciones periféricas del analizador acústico del perro. Jubileo de Pavlov. 1925.

ANDREF, L. A. — Observaciones sobre las funciones del sistema nervioso senil. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1924.

ANREP, G. V. — Irradiación de la inhibición condicionada. *Diario ruso de Fisiología.*

ANREP, G. V. — Irradiación de los reflejos condicionados. *R. S. de Biología*, 1923.

ANREP, G. V. — Un estado estático de la irradiación de la excitación. *Archivos de Ciencias biológicas.*

ANREP, G. V. — Irradiación de la inhibición condicionada. *Diario ruso de Fisiología*, 1917.

ANREP, G. V. — Discriminación del silbido en el perro. *Journ. Physiol.*, 1923.

ARCHANGELSKY, V. M. — Peculiaridades de los reflejos condicionados táctiles en el caso de destrucción parcial del analizador cutáneo. Sociedad médica de Petrogrado, 1913.

ARCHANGELSKY, V. M. — Contribución a la fisiología del analizador cutáneo. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1922.

ARCHANGELSKY, V. M. — Contribución a la fisiología del analizador motor. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1922.

BABKIN, B. P. — Una investigación sistemática de la alta función nerviosa del perro. Petrogrado, 1904.

BABKIN, B. P. — Contribución al estudio del analizador acústico. Sociedad médica de Petrogrado, 1910.

BABKIN, B. P. — Contribución a la fisiología de los lóbulos frontales de la corteza en el perro. *Boletín de la Academia de Medicina Militar*, 1909.

BABKIN, B. P. — Las características fundamentales de las funciones del analizador acústico en el perro después de la extirpación de la mitad posterior de los hemisferios. Sociedad médica de Petrogrado, 1912.

BABKIN, B. P. — Contribución al problema de la intensidad relativa de los estímulos condicionados. Sociedad médica de Petrogrado, 1922.

BELIAKOF, V. V. — Contribución a la fisiología de la diferenciación de los estímulos externos. Petrogrado, 1911.

BIERMAN, B. N. — Sueño experimental. Petrogrado, 1925.

BIKOF, K. M. — Contribución al problema de la reproducción simétrica de las funciones de los hemisferios. Jubileo de Pavlov, 1925.

BIKOF, K. M. y SPERANSKY, A. D. — Observaciones sobre los perros después de la sección del cuerpo calloso. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1924.

BILINA, A. S. — La inhibición simple de los reflejos condicionados. Petrogrado, 1910.

BONMARKIN, V. A. — Generalización de los reflejos auditivos condicionados en el perro. Tesis. Petrogrado, 1909.

CHEBOTAREVA, O. M. — Más contribuciones a la fisiología de la inhibición condicionada. Tesis. Petrogrado, 1912.

CHECHOULIN, S. I. — Nuevas observaciones sobre la extinción del reflejo investigador. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1923.

DEGTIAREVA, V. A. — Contribución a la fisiología de la inhibición interna. Tesis. Petrogrado, 1915.

DEMEEDOV, V. A. — Reflejos condicionados después de la extirpación de la mitad anterior de los hemisferios en el perro. Tesis. Petrogrado, 1909.

DERIABIN, V. S. — Más contribuciones al estudio de la significación del tiempo como estímulo condicionado. Tesis. Petrogrado, 1916.

DOBROVOLSKY, V. M. — Reflejos alimenticios de huella. Tesis. Petrogrado, 1911.

EGOROF, J. E. — La influencia de los diferentes reflejos condicionados alimenticios uno sobre otro. Petrogrado, 1911.

ELIASON, M. M. — Restauración de los reflejos extinguidos por el uso de los estímulos absolutos. Petrogrado, 1907.

EROFEEVA, M. N. — Contribución a la fisiología de los reflejos condicionados a estímulos dañinos. Sociedad médica de Petrogrado, 1913.

FEOKRITOVA, J. P. — El tiempo como estímulo condicionado para la secreción salival. Tesis. Petrogrado, 1912.

FOURSIKOF, D. S. — Efecto de la reacción investigadora sobre el desarrollo de un inhibidor condicionado y de la diferenciación. *Russian Journal of Physiologie.*

FOURSIKOF, D. S. — Diferenciación de estímulos auditivos interrumpidos en el perro. *Boletín del Instituto de Lesgaft*, 1920.

FOURSIKOF, D. S. — Mutua acción entre la excitación y la inhibición. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov.

FOURSIKOF, D. S. — Inducción mutua en la corteza cerebral. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1923. V. V. La fase positiva y negativa de la inducción mutua en los hemisferios del perro. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1926.

FOURSIKOF, D. S. — Agua como estímulo. Jubileo de Pavlov.

FOURSIKOF, D. S. — Reflejos condicionados en cadena y la patología de la alta actividad nerviosa. *Diario ruso de Fisiología*, 1922.

FOURSIKOF, D. S. — El efecto del embarazo sobre los reflejos condicionados. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1922.

FOURSIKOF, D. S. — Un estado estático de irradiación de la inhibición. *Diario ruso de Fisiología*, 1923.

FOURSIKOF, D. S. — El efecto de la extirpación de la corteza de un hemisferio. *Diario ruso de Fisiología*, 1925.

FOURSIKOF, D. S. y EURMAN, M. N. — Reflejos condicionados después de la extirpación de un hemisferio. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1926.

FRIEDMAN, S. S. — Más contribuciones a la fisiología de la diferenciación de los estímulos externos. Tesis. Petrogrado, 1913.

FROLOF, G. P. — Diferenciación de los estímulos de huella y de los inhibidores de huella. *Diario ruso de Fisiología*, 1924.

FROLOF, G. P. y WINDELBAND, O. A. — Un caso especial de extinción de un reflejo condicionado artificial, 1926.

FROLOF, G. P. — El reflejo de defensa pasivo y su influencia sobre los reflejos condicionados. Jubileo de Pavlov, 1925.

FROLOF, G. P. — Transformación de los estímulos condicionados de huella y de los inhibidores condicionados de huella en estímulos sin huella. Colección de trabajos del Laboratorio de Fisiología de Pavlov.

FROLOF, G. P. — Reacciones del sistema nervioso central a los cambios de intensidad de iluminación. Petrogrado, 1918.

FROLOF, G. P. — La fisiología del llamado sentido del tiempo. Congreso de psiconeurólogos de Petrogrado, 1924.

GOUBERGRITZ, M. M. — Un método perfeccionado de desarrollo de la diferenciación de estímulos externos. Tesis. Petrogrado, 1917.

GROSSMAN, F. S. — Contribución a la fisiología de los reflejos condicionados de huella. Tesis. Petrogrado, 1909.

HANIKE, E. A. — La construcción de las cámaras para la investigación de los sonidos, 1922.

HASEN, S. B. — Magnitudes relativas de los reflejos salivales absolutos y condicionados. Tesis. Petrogrado.

IVANOF-SMOLENSKY. — Irradiación de la inhibición extintora en el analizador acústico del perro. Colección de trabajos del Laboratorio de Fisiología de Pavlov.

KASHERIMINOVA, N. A. — Contribución al estudio de los reflejos condicionados salivales en respuesta a estímulos táctiles en el perro. Tesis. Petrogrado, 1908.

KOGAN, B. A. — Irradiación y concentración de la inhibición extintora. Tesis. Petrogrado, 1914.

KOUPALOV, P. S. — Fluctuaciones periódicas en el ritmo de la secreción salival. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1926.

KRASNOGORSKY, N. I. — Estudios sobre la inhibición central y sobre la localización de los analizadores táctil y motor en la corteza del perro. Tesis. Petrogrado, 1911.

KREPS, E. M. — El efecto de la prolongación del retardo sobre la excitabilidad de la corteza. *Archivos de Ciencias biológicas*.

KREPS, E. M. — Inducción positiva e irradiación de la inhibición en la corteza. Jubileo de Pavlov.

KREPS, E. M. — El post-efecto de los estímulos diferenciados. Petrogrado, 1923.

KRESTONIKOF, A. N. — Una importante estipulación en el desarrollo de los reflejos condicionados. Sociedad médica de Petrogrado, 1913.

KRILOF, V. A. — Desarrollo de los reflejos condicionados a estímulos que actúen a través de la sangre (estímulos automáticos). Jubileo de Pavlov, 1925.

MANOUILOF, T. M. — Contribución a la fisiología de la inhibición y excitación, Tesis. Petrogrado, 1917.

MISHTOVT, G. V. — Desarrollo de la inhibición de un reflejo condicionado artificial (auditivo) por medio de diferentes estímulos. Petrogrado, 1907.

NEITZ, E. A. — Acción mutua de los reflejos condicionados. *Bulletin de la Acad. de Med. Militar*, 1908, y Sociedad Médica, de Petrogrado, 1907.

NICOLAEF, P. N. — Análisis de los estímulos condicionados complejos. Sociedad médica de Petrogrado, 1911.

NICOLOIEF, P. N. — Contribución al problema de la inhibición condicionada. Tesis. Petrogrado, 1910.

NIKIFOROSKY, P. M. — Una forma interesante de desinhibición de los reflejos condicionados. Petrogrado, 1909.

ORBELI, L. A. — Contribución a la cuestión de la localización de los reflejos condicionados en el sistema nervioso central. Sociedad médica de Petrogrado, 1908.

ORBELI, L. A. — La cuestión de la discriminación de los colores en el perro. Problemas de la ciencia médica, 1913,

OUSIÉVICH, M. A. — Más contribuciones al estudio del analizador acústico. Sociedad médica de Petrogado, 1911.

PALLADIN, A. V. — Desarrollo de un reflejo condicionado artificial a la suma de dos estímulos. Sociedad médica de Petrogrado, 1906.

PAVLOV, I. P. — Veinte años de estudios objetivos de la alta actividad nerviosa de los animales. Artículo 16.

PAVLOV, I. P. — Veinte años de estudio objetivo de la alta actividad nerviosa de los animales, 1925.

PAVLOVA, V. L. — Reflejos condicionados de huella. Sociedad Médica de Petrogrado.

PETROVA, M. K. — El proceso del sueño: el contrabalanceo mutuo de los procesos excitador e inhibidor. Jubileo de Pavlov, 1925.

PIMENOF, P. P. — Un tipo esp. de reflejos condicionados. Tesis. Petrogrado, 1907.

PIMENOF, B. P. — Desarrollo de reflejos condicionados en el caso de aplicación de estímulos antes de la administración del estímulo absoluto. Sociedad médica de Petrogrado, 1906.

PODKOPAEF, N. A. — La movilidad del proceso inhibidor. Colección de trabajos del Laboratorio de Fisiología de Pavlov, 1924.

PODKOPAEF, N. A. — Desarrollo de un reflejo condicionado a un estímulo automático. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1926.

PODKOPAEF, N. A. y GRIGOROVICH, L. S. — El desarrollo de los reflejos simétricos positivos y negativos. Petrogrado, 1924.

PODKOPAEF, N. A. — Una reacción motora peculiar en el perro y su conjunción con el desarrollo de la inhibición en la corteza. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1925.

PODKOPAEF, N. A. — Los métodos técnicos empleados en el estudio de los reflejos condicionados. Petrogrado, 1926.

PONIZOVSKY, N. P. — Post-efecto inhibidor de la inhibición condicionada y diferencial sobre los reflejos hetereogéneos condicionados. Tesis. Petrogrado, 1912.

POPOF, N. A. — Extinción del reflejo investigador en el perro. *Russian Jour. Physiol.*, 1923.

POPOV, N. A. — Extinción del reflejo investigador en el perro. *Russian Jour. Physiol.*

POTEKIN, S. I. — Contribución a la fisiología de la inhibición interna de los reflejos condicionados. Petrogrado, 1911.

POTEKIN. S. I. — La farmacología de los reflejos condicionados. Sociedad médica de Petrogrado, 1911.

PROROKOF, I. P. — Una reacción motora peculiar en el perro y su supresión Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1925.

RASENKOF, I. P. — Modificaciones del proceso excitador de la corteza bajo algunas condiciones complejas. Colección de trabajos del Laboratorio de Pavlov.

ROSENKOV, I. P. — Contribución al problema de la correlación de la excitación e inhibición en el perro después de la extirpación bilateral del *girus coronarius* y el *ectosilvius*. Colección de Trabajos del Laboratorio de Pavlov, 1925.

ROSENTHAL, I. S. — El efecto de la inanición sobre los reflejos condicionados. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1922.

ROSENTHAL, I. S. — Transición de la inhibición interna en sueño y extinción del reflejo investigador. Petrogrado, 1923.

ROSENTHAL. I. S. — Sobre la especialización de los reflejos condicionados. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1924.

ROSOVA, L. V. — Acción mutua de las diferentes formas de inhibición interna de los reflejos condicionados. Petrogrado, 1914.

SASONOVA, A. — Materiales útiles al estudio de los reflejos condicionados. Tesis. Lausanne, 1909.

SATOURNOV, N. M. — Más contribuciones al estudio de los reflejos condicionados salivales en el perro después de la extirpación de la mitad anterior de los hemisferios.

SHENGER-KRESTOFNIKOF, N. R. — Contribución a la fisiología de la diferenciación de los estímulos visuales, y determinación del límite de diferenciación en el analizador visual en el perro. *Boletín del Instituto de Lesgaft*, 1921.

SHISHLO, A. A. — Centros térmicos de la corteza de los hemisferios: el sueño como reflejo. Tesis. Petrogrado, 1910.

SIRIATSKY, V. N. — La corteza cerebral como mosaico, Petrogrado, 1924.

SIRIATSKY, V. V. — Desviaciones patológicas de la actividad del sistema nervioso central en el caso del encuentro mutuo de la excitación y la inhibición. *Diario ruso de Fisiología*, 1925.

SOLOMONOF, O. S. y SHISHLO, A. A. — Reflejos condicionados y sueño. Tesis. Petrogrado, 1911.

SOLOMONOV, O. S. — Estímulos térmicos condicionados. Sociedad médica de Petrogrado, 1910.

STROGANOF, V. V. — Desarrollo de un reflejo condicionado y diferenciación de un estímulo complejo. Jubileo de Pavlov.

TIHOMIROV; N. P. — Una investigación de las funciones de los hemisferios en el perro, por un método objetivo. Tesis. Petrogrado, 1906.

TOLOCHINOV, I. E. — Contribución al estudio de la fisiología y la psicología de las glándulas salivales. Helsingfors, 1903.

TOROPOV, N. K. — Reflejos condicionados visuales en el perro después de la extirpación de los lóbulos occipitales. Tesis. Petrogrado, 1908.

VALKOV. A. V.—Observaciones sobre la alta actividad nerviosa en los perritos tiroidectomizados. Jubileo de Pavlov, 1925.

VALKOV, A. V. — Un caso especial de inhibición extintora. Petrogrado, 1924.

VASILIEV, P. N. — La acción de los extraestímulos sobre los reflejos condicionados establecidos. Petrogrado, 1906.

VASILIEV, P. N. — Diferenciación de los estímulos térmicos por el perro. Tesis. Petrogrado, 1912.

VOLBORT, G. V. — Reflejos condicionados inhibidores. Tesis. Petrogrado, 1912.

VOSKOBOINIKOVA-GRANSTREM, E. E. — Temperatura de 50°, como un nuevo estímulo condicionado artificial. Sociedad médica de Petrogrado, 1906.

ZAVADSKY, I. P. — Una aplicación del método de los reflejos condicionados a la farmacología. Sociedad médica de Petrogrado, 1908.

ZAVADSKY, I. V. — *Girus piriformis* en su relación con el sentido del olfato en el perro. Sociedad médica de Petrogrado.

ZAVADSKY, L. V. — Inhibición y desinhibición de los reflejos condicionados. Tesis. Petrogrado, 1908.

ZELIONY, G. P. — Reacciones del perro a los estímulos auditivos. Tesis. Petrogrado, 1907.

ZELIONY, G. P. — Un reflejo condicionado a la interrupción de un sonido. Sociedad médica de Petrogrado, 1907.

ZELIONY, G. P. — Observaciones sobre el perro después de la extirpación completa de la corteza cerebral. Sociedad médica de Petrogrado, 1912.

ZELIONY, G. P. — Un tipo especial de reflejos condicionados. *Archivos de Ciencias biológicas*, 1909.

ZITIVICH, I. S. — El origen de los reflejos condicionados naturales. Tesis. Petrogrado.

ÍNDICE ALFABÉTICO

Págs.

Analizador acústico 155
Analizadores 111
Análisis de estímulos 155
— después de la extirpación de la corteza 352
Análisis gustativo 139
Actividad sintetizante 155
Analizador táctil 158
— térmico 158
— visual 154
Agotamiento funcional . . . 248 y 254
Bromuros 302
Centros de asociación 380
Cafeína 129
Catalepsia 268
Cemento de Mendeleef 18
Concentración e irradiación . . 169
Convulsiones postoperatorias . 325
Cuerpo calloso 355
Corteza, efecto de la extirpación de . . . . . 1 y 331
Defensa, reflejo de 18
Debilidad irritable 353
Estímulo eléctrico 30
Extinción, efecto de los extraestímulos sobre 64
Extinción de los reflejos condicionados 51
Extinción primaria y secundaria . . . . . 56 y 160
Extirpación de la corteza cerebral entera 332
Extirpación de los lóbulos frontales 358

Págs.

Extirpación del analizador motor 356
Extirpación de los lóbulos occipitales 343
Extirpación de los lóbulos temporales 355
Extraestímulos, acción sobre los reflejos condicionados 258
Excitación, irradiación de . . . 180
Fase narcótica 281
— paradójica 275
Fase de nivelación 274
— ultraparadójica 278
Generalización de reflejos . . . 115
— inicial 115
Gurus piriformis . . . . . 327 y 357
Herencia de los reflejos condicionados 287
Hipnosis en el hombre 409
— fases de la . . . 274 y 309
Inhibición condicionada 69
— postefecto de . . 79 y 81
— destrucción de . 85 y 199
— irradiación de 174
— de reflejos heterogéneos 79
— definición de 26
— establecimiento de . 27
— a los estímulos automáticos 37
— diferencial 119
— postefecto de 128
— irradiación de . 156 y 171
— externa . . . 44, 194 y 205

	Págs.
Inhibición de retardo	90
— de segundo orden	109
— desarrollo progresivo de	237
— interna y sueño	255
— definición de	45 y 51
Inanición	265
Inducción	192
— efectos de los extraestímulos sobre	192
Inducción negativa	199
— positiva	164
Instintos	9
Irradiación	154 y 170
— en relación a la inducción	206
— de la inhibición condicionada	168
— de la excitación	119
— de la inhibición de retardo	176
Lesiones funcionales	275 y 292
— quirúrgicas y reflejos condicionados	365
Laboratorio para los reflejos condicionados	21
Métodos	17
Mosaico de funciones	222
Neurosis	295
Organo de Corti	152
Psicología en relación a la fisiología	5
Psicosis	401
Período latente	106
Quinina	88
Reacción agresiva	185
Reflejo alimenticio	18
— complejo	58
— de liberación	12
— homogéneos	56
— heterogéneos	56
— de larga huella	42
— de defensa pasivo	315 y 412
— definición de	4
— condicionado	26
— absoluto	26
— al agua	370
— salival	14
— condicionado secundario	54
— de huella corta	42
— señal	15 y 25
— simultáneos	91
— condicionados y sueño	255
— de especialización	119
— absolutos como refuerzo	44
Retardo, desarrollo del	91
Sugestión	410
Superposición de estímulos	219
Sueño y reflejos condicionados	256
Tipos de sistema nervioso	290

FE DE ERRATAS

Página	Línea	DICE	DEBE DECIR
3	32	como exacta	como tal
9	15	inevitable por estímulos	inevitable a estímulos
24	11	la incitan	las incitan
24	38	se alteran cuando, por interferencia, es debida	se alteran por interferencias debidas
25	5	evoca	provoca
28	7	condiciones	propiedades
29	27	eliminación	iluminación
62	3	ellos formando	ellos siguen formando
102	33	sobre que	sobre el que
113	21	marcha	marchan
125	35	utilizó	utilizaron
140	18 (sin el cuadro)	que el	que en el
193	7 y 8	excitado e inhibido	excitados e inhibidos
218	35	los lugares	a los lugares
335	13	conduce	conducen
351	1	tiene	tienen

Encontrándonos ahora en plena *«Década del Cerebro»* la decisión de volver a publicar la obra original de Ivan P. PAVLOV está más que justificada, ya que en ella encontramos el rigor experimental y las enseñanzas que deben ser acicate y guía para los jóvenes que empiezan a investigar.

I. P. PAVLOV, Premio Nobel de Fisiología en 1904, es conocido mundialmente por sus clásicos experimentos de reflejos condicionados: un perro puede ser entrenado a salivar al oír el sonido de una campana previamente asociado con la visión de alimento. La trascendencia de este hecho tiene importantes aplicaciones en fisiología, medicina, pedagogía, filosofía y en general en la comprensión de muchas actividades humanas. Citando al propio PAVLOV: «Las diferentes clases de hábitos basados en la disciplina, aprendizaje y educación, no son más sino una larga cadena de reflejos condicionados».

La lectura de esta obra constituye una inspiración, una enseñanza y un ejemplo de gran trascendencia, tanto para investigadores científicos como para el gran público en general.

(Del prólogo de José M.ª Rodríguez Delgado, 1997)

Las ideas generales sobre los reflejos condicionados están, ya hace años, divulgadas en nuestro medio científico. Pertenecen a aquella categoría de verdades que merced a su propia excelsitud se incorporan al pensamiento universal y circulan de mente en mente, liberadas hasta del nombre de su autor. Cada cual se sirve de ellas como punto de partida del pensamiento; o gracias a ellas interpreta los hechos observados, sin cuidarse de su procedencia. Éste es el privilegio —a la vez triste y glorioso— de las grandes concepciones de la inteligencia humana: que terminan por anular a su propio creador.

(Del prólogo de Gregorio Marañón, 1929)

9 788471 *GHC-061031*

ISBN 84-7112-415-7

EDICIONES MORATA, S. L.
Mejía Lequerica, 12. 28004 - Ma